АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 60

7

ИЮЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1975

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 60 (1975) № 7

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin. I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky.*

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *М. А. Горилас, Н. И. Журавлева* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 7/IV 1975 г. Подписано к печати 17/VI 1975 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. [illegible] — 1 вкл. ([illegible] печ. л.) = 14.52 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.84. Тип. зак. 251.
М-56046. Тираж 2626.

1-я тип. издательства «Наука». 199034. Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 537.533.35 : 581.162.1 : 581.824.1 : 581.133.8

М. Ф. Данилова и Е. Ю. Стамболцян

УЛЬТРАСТРУКТУРА ДИФФЕРЕНЦИРУЮЩИХСЯ КЛЕТОК ПЕРВИЧНОЙ КСИЛЕМЫ КОРНЯ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ПОСТУПЛЕНИИ ВЕЩЕСТВ В ТРАХЕАЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

M. F. DANILOVA, E. Y. STAMBOLTSYAN. THE ULTRASTRUCTURE OF DIFFERENTIATING PRIMARY XYLEM CELLS OF THE ROOT IN RELATION TO HYPOTHESIS OF TRANSFER OF SOLUTES INTO XYLEM ELEMENTS

При обсуждении проблемы поступления минеральных веществ в проводящие элементы корня большое значение придается «околососудистым» клеткам, которые, как предполагают, обладают механизмами, обеспечивающими активную секрецию ионов в сосуды (Läuchli, 1972; Anderson, 1972, и др.). Гипотеза активной секреции ионов в сосуды противопоставляется представлению о пассивном их вытекании из окружающих клеток (Crafts, Broyer, 1938; Lüttge, Laties, 1966, и др.), один из вариантов которой был предложен Хильмо (Hylmö, 1953). Эти представления обсуждаются авторами на основе данных по анатомии корня и ультраструктуре клеток первичной ксилемы, полученных при свето- и электронно-микроскопическом изучении корня у проростков *Raphanus sativus* L. и *Triticum aestivum* L.

На границе со зрелыми сосудами располагаются клетки перицикла, околососудистой паренхимы, недифференцированные клетки прокамбия, а также дифференцирующиеся метаксилемные элементы. Ни один из этих типов клеток не обладает такими чертами структуры, которые позволили бы охарактеризовать их как секреторные клетки со специфическими функциями транспорта ионов.

Данные по динамике развития и ультраструктуре клеток центрального цилиндра позволяют присоединиться к гипотезе Хильмо о ведущей роли дифференцирующихся трахеальных элементов в создании ксилемного эксудата. Дифференцирующиеся сосуды в начальных стадиях развития представляют собой конечное звено в симпласте первичных тканей корня. В период своего роста будущие сосуды и трахеиды, обладая высокой метаболической активностью, получают необходимые элементы питания из окружающих клеток по симпласту. После нарушения симпластических связей проводящие элементы ксилемы еще длительное время остаются жизнедеятельными. Часть продуктов метаболизма и избыточные ионы концентрируются в вакуолях. Именно вакуолярный сок, заполняющий после отмирания протопласта полость трахеального элемента, составляет основу ксилемного эксудата.

Проблема направленного транспорта поглощенных веществ от поверхности корня к трахеальным элементам ксилемы в последние годы интенсивно разрабатывается. При этом значительный интерес проявляется к выяснению структурных основ радиального транспорта — к подробным анатомическим и цитологическим данным о тканях корня, находящихся на пути тока веществ.

Из круга вопросов, связанных с транспортом элементов минерального питания по тканям корня, к числу наиболее дискуссионных относится вопрос о механизмах поступления веществ в трахеальные элементы. Согласно представлениям Крафтса и Бройера (Crafts, Broyer, 1938), соли, аккумулируемые коровыми клетками корня, двигаются по симпласту вплоть до проводящих элементов ксилемы и свободно вытекают из паренхимных клеток в сосуды. Гипотеза «свободного вытекания», поддержанная Лундегордом (Lundegårdh, 1950) и Арицем (Arisz, 1958), находит своих сторонников и в настоящее время (Lüttge, Laties, 1966, 1967; Hall

© Издательство «Наука» «Ботанический журнал», 1975 г.

и др., 1971). Основную трудность для принятия этой гипотезы составляет тот факт, что по сравнению с наружным раствором ксилемный эксудат обладает более высокой концентрацией ионов (Moore и др., 1965; Yu, Kramer, 1967, 1969; Anderson, Reilly, 1968; Dunlop, Bowling, 1971, и др.). Таким образом, согласно этой гипотезе, транспортная система с преобладанием пассивных механизмов обеспечивает поступление ионов в мертвые сосуды против градиента концентрации.

Альтернативная гипотеза — активной секреции веществ в трахеальные элементы примыкающими к ним клетками перицикла и стелярной паренхимы — также находит своих сторонников среди современных исследователей (Van Andel, 1953; Russell, Shorrocks, 1959; Bowling, Weatherley, 1964; Läuchli, Epstein, 1969, 1970; Läuchli и др., 1971; Вахмистров, 1971; Anderson, 1972; Вахмистров, Мазель, 1973).

Наконец, согласно третьему представлению, выдвинутому впервые Хильмо (1953) и получившему поддержку в ранних работах Андерсона с сотрудниками (Anderson, House, 1967; Anderson, Reilly, 1968), главная роль в аккумуляции веществ в сосудах принадлежит самим сосудам, когда они находятся еще в процессе дифференциации и обладают живым протопластом. Новые данные в пользу этого представления получены также Хигинботомом (Higinbotham, 1973).

Оставляя в стороне рассмотрение экспериментального обоснования вышеизложенных гипотез, в настоящей работе мы имеем в виду проанализировать их с точки зрения данных анатомии корня и ультраструктуры клеток ксилемы. С целью получения таких данных было проведено свето- и электронно-микроскопическое изучение клеток центрального цилиндра корня в зоне корневых волосков у проростков редиса и пшеницы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для микроскопического изучения послужили корни проростков редиса и пшеницы, выращенных в лабораторных условиях. Для фиксации брались отрезки корней в зоне развитых корневых волосков. Фиксация проводилась при комнатной температуре в 3% растворе глютарового альдегида на фосфатном буфере (pH 7.0) в течение двух часов. Затем материал промывался в 0.05 М фосфатном буфере и дополнительно фиксировался в 2% растворе четырехокиси осмия. Средой для заливки служил Эпон 812. Срезы приготовлялись на ультратоме Reichert и LKB, контрастировались на сеточках уранилацетатом и цитратом свинца. Просмотр материала и фотографирование производились на электронном микроскопе JEM-7A.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Raphanus sativus L.

Как показывает изучение срезов корня редиса под световым микроскопом, в зоне развитых корневых волосков все ткани, лежащие снаружи от центрального цилиндра, полностью дифференцированы, и составляющие их клетки, по-видимому, достигли окончательных размеров. Кора состоит из 6—7 слоев округлых на поперечном срезе и вытянутых на продольном крупных клеток, основной объем которых занят центральной вакуолью. Эндодерма имеет хорошо заметные под световым микроскопом пояски Каспари на радиальных и поперечных стенках клеток.

В отличие от коровой части корня, где процесс дифференциации вполне закончен, центральный цилиндр представляет собой место интенсивной дифференциации тканей.

Корню редиса свойственна диархная структура: два луча первичной ксилемы, упирающиеся концами в перицикл, расположены по одному диаметру и сходятся в центре. Под перициклом располагаются узкие протоксилемные элементы. На уровне растущих корневых волосков полностью дифференцированы только эти узкополостные протоксилемные элементы. Сосуды метаксилемы, заполняющие пространство между двумя протоксилемными полюсами, находятся на разных стадиях дифференциации.

В средней части зоны корневых волосков дифференцированы элементы метаксилемы, прилегающие к протоксилемным полюсам. К концу зоны корневых волосков число сосудов метаксилемы увеличивается; самые центральные, наиболее крупные сосуды и прилегающие к ним с боков метаксилемные элементы заканчивают дифференциацию уже у самого основания корня — на том уровне, где корневые волоски начинают отмирать. Полностью дифференцированная первичная ксилема представляет собой компактную пластинку, сложенную из трахеальных элементов, почти не перемежающихся с паренхимными клетками. Последние сохраняются только около протоксилемных элементов и изредка вкраплены между сосудами метаксилемы.

Боковые корни закладываются в перицикле в зоне развитых корневых волосков против протоксилемных групп. В это время полностью дифференцированы только 1—2 сосуда метаксилемы, прилегающие к каждой протоксилемной группе. Одновременно с оживлением митотической активности в перицикле наблюдаются деления в слое прокамбия, обрамляющего флоэмные группы, — происходит формирование камбиального слоя. Поскольку закладка боковых корней происходит против лучей протоксилемы, наблюдается более или менее правильное — двурядное расположение их на материнском корне. Клетки перицикла, остающиеся в промежутках между зачатками боковых корней в той же радиальной плоскости, также делятся периклинальными перегородками, откладывая внутрь паренхимные клетки первичных лучей. Позднее делящийся перицикл на уровне первичных лучей смыкается с камбием. Таким образом, пограничными клетками по отношению к элементам первичной ксилемы у основания корня оказываются камбиальные клетки и клетки формирующихся из перицикла первичных лучей.

Итак, центральный цилиндр корня в зоне корневых волосков, считающейся зоной максимального поглощения веществ, представляет собой весьма динамичное образование: в начале зоны едва дифференцированы первые протоксилемные элементы, в конце — первичная ксилема полностью дифференцирована и начинаются вторичные изменения в структуре корня. Дифференциация трахеальных элементов осуществляется постепенно: на каждом новом уровне корня 1—2 зрелых трахеальных элемента присоединяется к дифференцированным ранее.

Обращает на себя внимание длительная задержка на стадии дифференциации наиболее крупных метаксилемных элементов, находящихся в центре корня. Их инициальные клетки обособляются очень рано — на близком расстоянии от инициалей плеромы. В них раньше, чем в других клетках центрального цилиндра, заканчиваются деления, но зрелыми проводящими элементами они становятся гораздо позже быстро дифференцирующихся сосудов протоксилемы.

В связи с отмеченной динамикой развития тканей в центральном цилиндре, когда корень имеет первичное строение, несколько неопределенным оказывается понятие «околососудистая клетка». Фактически в этой роли в развивающемся корне пребывают самые различные компоненты центрального цилиндра. Клетки перицикла, какое-то время находящиеся в прямом контакте с протоксилемными элементами, могут рассматриваться как «околососудистые». Недифференцированные и дифференцирующиеся будущие метаксилемные элементы, граничащие со зрелыми трахеальными элементами метаксилемы, вполне могут быть отнесены к «околососудистым клеткам»; формирующиеся позже клетки сердцевинных лучей и камбиальные производные прокамбия также в какой-то период развития становятся «околососудистыми клетками». Наконец, дифференцирующаяся из прокамбия специализированная ксилемная паренхима является «околососудистой» по прямому своему назначению.

Эту разнородность состава околососудистых элементов необходимо иметь в виду при изучении их цитологических характеристик.

Изучение под электронным микроскопом срезов тканей корня из зоны корневых волосков подтверждает впечатление, сложившееся на основании светомикроскопических наблюдений: стела корня становится центром клеточной дифференциации.

На табл. I (см. вклейку) представлен фрагмент поперечного среза корня в середине зоны корневых волосков. В поле зрения находятся участки клеток коровой паренхимы, эндодермы и перицикла. Клетки коровой паренхимы на этом уровне корня полностью дифференцированы и достигают крупных размеров. Основной объем клетки занимает центральная вакуоль. Слой цитоплазмы местами не превышает толщины клеточных оболочек, также довольно тонких у паренхимных клеток первичной коры. Клеточные органеллы в цитоплазме представлены в небольшом числе.

Эндодерма несколько отличается от остальной части первичной коры, сохраняя относительно больший объем цитоплазмы, более насыщенной органеллами. Обращают на себя внимание очень тонкие радиальные стенки (даже по сравнению с другими также достаточно тонкими стенками клеток эндодермы); по радиальным стенкам проходят пояски Каспари.

Резкий контраст по отношению к наружным слоям клеток корня составляет перицикл—однослойная в данном случае обкладка центрального цилиндра. При развитой центральной вакуоли в клетке перицикла сохраняется еще довольно мощный слой цитоплазмы, насыщенный органеллами. При этом наблюдается своеобразное сочетание черт структуры, свойственных меристематической клетке (наличие большого числа свободных рибосом в плотной цитоплазме) с особенностями, свойственными дифференцированной клетке (большое число хорошо развитых митохондрий, наличие четких профилей гранулярного эндоплазматического ретикулума).

Клеточные оболочки перицикла, в противоположность клеточным оболочкам эндодермы, несколько утолщены; тонкими клеточные стенки остаются только в местах расположения первичных поровых полей. Вид этих оболочек с углубленными порами говорит о том, что все они подвергаются вторичным изменениям. В базальной части зоны корневых волосков перицикл возобновляет митотическую активность, связанную с формированием первичных лучей и с закладкой боковых корней, поэтому структура его клеток на этом уровне корня может варьировать в зависимости от их местоположения на окружности стелы. Клетки, не вовлекаемые в образовательную деятельность, имеют структуру, несколько более близкую к структуре зрелых паренхимных элементов корня (табл. II, *а* см. вклейку), а митотически активные клетки отличаются незначительной вакуолизацией и плотной цитоплазмой с большим числом свободных рибосом и довольно слабым развитием эндоплазматического ретикулума. Против протоксилемы в корне редиса всегда располагаются клетки перицикла, сохраняющие меристематические потенции и обнаруживающие митотическую активность в базальной части зоны корневых волосков (табл. II, *б*).

Как уже отмечалось выше, дифференциация трахеальных элементов осуществляется не одновременно на каком-то уровне корня, а постепенно, и с удалением от кончика корня число дифференцированных сосудов увеличивается. В связи с этим на одном и том же уровне корня можно видеть трахеальные элементы в разных стадиях развития.

На начальной стадии развития будущие трахеальные элементы еще сохраняют плазмодесменные связи как в продольном, так и в поперечном направлении. Плазмодесмы на боковых стенках располагаются в поровых полях. Они сравнительно немногочисленны и в кадр попадают преимущественно одиночные плазмодесмы.

На поперечных стенках между стыкующимися друг с другом члениками сосудов отчетливо видны срединная пластинка и слои первичной оболочки. Вторичное утолщение начинается в углах клеток, где различия между слоями оболочки выступают менее отчетливо.

Весьма характерным для данной стадии развития сосуда является состояние плазмалеммы и эндоплазматического ретикулума на границе с плазмалеммой. Повсеместно можно видеть цистерны эндоплазматического ретикулума, находящиеся в непосредственной близости к плазмалемме и местами выстилающие ее (табл. III, *а*, см. вклейку). Плазмалемма становится высококонтрастной и более толстой, чем обычно. По видимому, именно эндоплазматический ретикулум (ЭР) ответствен на этой стадии развития сосудов за секрецию веществ вторичной оболочки. При этом он вступает в какие-то сложные взаимодействия с плазмалеммой, возможно, участвуя как в литических, так и в репарационных процессах, связанных с образованием временных пор в плазмалемме — мест выхода продуктов секреции в пространство между плазмалеммой и оболочкой. В цитоплазме дифференцирующегося сосуда на этой стадии развития присутствуют преимущественно гранулярные цистерны ретикулума с неравномерным и местами довольно изреженным расположением рибосом. Агранулярные трубчатые окончания тех же цистерн встречаются преимущественно поблизости от плазмалеммы. Кроме ЭР, довольно заметной органеллой является аппарат Гольджи. Однако в расположении пузырьков Гольджи тяготения к клеточным стенкам не наблюдается.

Митохондрии на этой стадии развития сосуда многочисленны, обладают плотным матриксом, кристы распределены по всей плоскости среза.

На более поздней стадии дифференциации — в начале появления на стенках характерных вторичных утолщений (табл. IV, *а*, см. вклейку) — сосуд сохраняет богатую органеллами цитоплазму, что вообще свойственно дифференцирующимся клеткам. Сочетание органелл весьма специфично. В гиалоплазме много рибосом, не прикрепленных к цистернам эндоплазматического ретикулума. Рибосомы собраны в небольшие гроздевидные комплексы — полисомы. Заметное место в цитоплазме занимает аппарат Гольджи. Диктиосомы небольших размеров, включают несколько цистерн, несущих по краям гроздь мелких округлых пузырьков с точечными включениями. Такие же пузырьки в большом числе встречаются и в свободном виде в цитоплазме. На ряде снимков видна явная приуроченность элементов эндоплазматического ретикулума к плазмалемме в местах утолщения (табл. IV, *б*). Пластид сравнительно мало, они некрупные, обладают плотной гомогенной стромой. Мембранные элементы пластид в виде так называемого периферического пластидного ретикулума сосредоточены на периферии пластид. Митохондрий, как и на предыдущей стадии развития трахеальных элементов, много, но их структура уже иная: они имеют прозрачный матрикс и мелкие трубчатые кристы, располагающиеся по периферии органеллы.

Последние этапы формирования трахеального элемента характеризуются дальнейшими изменениями ультраструктуры цитоплазмы. Заметно сокращается число михотондрий и профилей ЭР и в то же время явно возрастает число диктиосом и их производных — везикулярных элементов (табл. III, *б*).

Независимо от характера вторичных утолщений клеточной оболочки на более поздней стадии дифференциации трахеальный элемент утрачивает плазмодесменные связи с соседними клетками. Они прерываются, по-видимому, на более ранних стадиях формирования вторичных оболочек. Большинство клеток, примыкающих к дифференцированным сосудам в данной зоне корня, представляют собой также трахеальные элементы на разных стадиях дифференциации. Только клетки, примыкающие к элементам протоксилемы, останутся паренхимными, а в рассматриваемый период развития они находятся в начальной стадии дифференциации. Ультраструктура их цитоплазмы типична для клеток, претерпевающих процесс роста растяжением. Центральная вакуоль еще не сформировалась, цитоплазма плотная, богата рибосомами.

Характерно, что все клетки центрального цилиндра, включая клетки перицикла и недифференцированные элементы прокамбия, имеют довольно толстые оболочки, в особенности по сравнению с рядом расположенной эндодермой.

Triticum aestivum L.

В зоне развитых корневых волосков кора корня состоит из 6—7 слоев клеток; диаметр их на поперечном срезе уменьшается в слоях, непосредственно прилегающих к центральному цилиндру. Клетки эндодермы мельче других клеток коры и имеют пояски Каспари на радиальных стенках. Группы протоксилемных элементов включают 2—3 сосуда, причем инициальная клетка самого первого из них закладывается в перицикле. При этом она может происходить непосредственно из клетки перицикла, и в таком случае протоксилемный элемент граничит с эндодермой. Чаще же она представляет собой внутреннюю производную периклинального деления клетки перицикла, и в этом случае она отделена от эндодермы сестринской клеткой перицикла. Вся группа клеток перицикла, примыкающих к протоксилеме, отличается небольшими размерами. Размеры клеток перицикла увеличиваются с приближением к флоэмным группам, и к ситовидной трубке протофлоэмы всегда примыкают наиболее крупные клетки перицикла. Протоксилемные элементы располагаются цепочкой, которая отделена от широких сосудов метаксилемы и от флоэмных групп паренхимными клетками. Так же венчиком из паренхимных клеток окружены периферические метаксилемные элементы и наиболее крупный центральный сосуд. В молодом корне — в зоне живых корневых волосков и первичной эндодермы — дифференциация метаксилемных элементов не закончена. В более базальных частях корня на том уровне, где эндодерма испытывает вторичные изменения, метаксилема становится зрелой, а паренхима подвергается склерификации.

В апикальной части зоны корневых волосков кора корня может быть охарактеризована как вполне дифференцированная ткань. Составляющие ее клетки обладают тонким пристенным слоем цитоплазмы, в котором отмечается присутствие хорошо развитых органелл. Матрикс довольно плотный. В клеточных стенках хорошо выражена слоистость. Наиболее тонкие клеточные стенки имеет эндодерма. Радиальные стенки эндодермы представлены фактически одной срединной пластинкой. Вторичных слоев оболочки здесь не откладывается. В противоположность этому в центральном цилиндре все клетки имеют довольно толстые оболочки.

Плазмодесменные связи сохраняются между всеми клетками в коровой части корня, между эндодермой и перициклом, между клетками перицикла и паренхимными клетками стелы.

Клетки перицикла по всей окружности стелы, несмотря на наличие центральной вакуоли, сохраняют довольно богатую цитоплазму с плотным матриксом и с большим числом свободных рибосом. Однако можно заметить некоторое отличие в ультраструктуре цитоплазмы клеток перицикла, граничащих с протоксилемными и с протофлоэмными элементами. На флоэмных полюсах клетки перицикла несколько крупнее и менее вакуолизированы. Особенно это касается двух рядов клеток, непосредственно примыкающих к протофлоэме (табл. V, см. вклейку). Характерной чертой ультраструктуры цитоплазмы клеток перицикла, примыкающих к флоэмной группе, является отложение темного вещества на внутренней поверхности клеточных стенок. В клетках перицикла, пограничных с протоксилемными элементами, этого не наблюдается. Можно думать, что секреция этого электронноплотного вещества осуществляется с помощью пузырьков Гольджи, имеющих здесь специфический вид (это мелкие пузырьки с плотным центром). Их особенно много именно в клетках перицикла, соседствующих с флоэмными группами (табл. V, *б*), а также в дифференцирующихся сосудах, на структуре которых мы остановимся ниже. В клетках перицикла, граничащих с протоксилемой, секреторных пузырьков Гольджи меньше (табл. VI, *а*, см. вклейку).

Каждая группа протоксилемы представлена несколькими сосудами, находящимися на разных стадиях дифференциации (табл. VI). Полностью дифференцирован только один из них, примыкающий к перициклу. Второй еще сохраняет пристенную цитоплазму, в которой преобладающим компонентом являются пузырьки Гольджи. В сосуде на более поздней стадии развития их очень много (табл. VI, *в*); они образуют компактные группы в глубине цитоплазмы или выстраиваются вдоль плазмалеммы. Часто в цитоплазме встречаются органеллы, захваченные процессом автолиза. Образования типа цитосегресом также довольно обычны в трахеальном элементе на этой стадии развития.

Третий, еще более глубоко лежащий элемент протоксилемы, обладает вполне жизнедеятельным протопластом с равномерно распределенными в нем органеллами. Сосуды метаксилемы, в том числе самый крупный центральный сосуд, находятся еще на начальных стадиях дифференциации.

Как уже было сказано выше, в центральном цилиндре корня пшеницы, как и других злаков, сосуды прото- и метаксилемы граничат с паренхимными клетками, отделяющими ксилемные элементы от флоэмных групп. В зоне роста корневых волосков не все паренхимные клетки находятся на одинаковой стадии дифференциации, они разные по размеру, по степени вакуолизации. Непосредственно с дифференцирующимися сосудами протоксилемы граничат клетки двух типов — с очень светлой цитоплазмой, в которой рыхло распределяются сравнительно немногочисленные органеллы, и с плотной цитоплазмой, в которой органеллы при фиксации глутаровым альдегидом едва различимы (табл. VI, *б*). В вакуолях таких клеток и на тонопласте обычно образуется плотный осадок в виде гранул. Митохондрий в этих клетках мало.

В целом цитоплазма клеток околососудистой паренхимы выглядит менее активной, чем цитоплазма в клетках перицикла и в соседних с ними дифференцирующихся сосудах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Некоторые исследователи на основании пока еще немногочисленных данных об ультраструктуре клеток корня, называемых околососудистыми, высказывают предположение, что эти клетки обладают секреторными функциями. В то же время они отмечают недостаточность материала для окончательных выводов (Вахмистров и др., 1972; Läuchli, 1972), с чем нельзя не согласиться. Обсуждение этого вопроса должно основываться прежде всего на отчетливом представлении о том, какой ультраструктурной характеристикой должна обладать клетка с секреторными функциями. При этом речь может идти, разумеется, не о секреторных функциях вообще, поскольку эти функции в той или иной мере присущи любой растительной клетке, а о функции секреции ионов и молекул, входящих в состав ксилемного эксудата. Аналогии для такого рода клеток у высших растений отыскать трудно. Обычно проводится параллель с солевыми железками, формирующимися на листьях некоторых растений (см. Lüttge, 1971). Однако структурная основа выделения солей клетками солевых железок пока еще не совсем ясна; ультраструктура клеток солевых железок не является однотипной у всех видов растений (см. Levering, Thomson, 1971), и интерпретация данных электронно-микроскопического изучения этих образований не совпадает у разных авторов. Кроме того, как можно судить по данным электронно-микроскопического изучения различных типов клеток, составляющих стелу корня, ни один из компонентов стелы, выполняющих роль «околососудистых» элементов, не обладает структурой, сколько-нибудь напоминающей структуру клеток каких-либо из исследованных солевых железок.

Несмотря на то что околососудистые элементы представлены разными по своей тканевой принадлежности клетками, на тех или иных этапах дифференциации они обнаруживают ряд сходных черт в ультраструктуре, что может говорить об определенном сходстве и в их метаболизме. Все эти клетки проходят длительную стадию роста растяжением, у всех откладывается вторичная оболочка, позднее у большинства клеток подвергающаяся склерификации.

Ультраструктура цитоплазмы клеток в ксилемной части стелы отчетливо отражает те изменения в их метаболизме, которые связаны с переходом из одной стадии дифференциации в другую. Зрелое состояние этих клеток характеризуется или полным распадом цитоплазмы, как у трахеид и сосудов, или существенным сокращением объема цитоплазмы при увеличении объема вакуоли и склерификации клеточных стенок, как у паренхимных элементов ксилемы. Что же касается функционирующих железок, экспортирующих соли, то в их клетках, как правило, не образуется центральной вакуоли (Levering a. Thomson, 1971), но они обладают большим числом мелких вакуолей, которым приписывается главная роль в секреции солей (Thomson, Lin, 1967; Thomson и др., 1969; Lüttge, 1971).

В железистых клетках, в частности в клетках солевых железок у *Spartina foliosa* (Levering, Thomson, 1971), найдены специфические пограничные структуры — протуберанцы клеточной оболочки и глубокие складки плазмалеммы, которые рассекают цитоплазму на сегменты. Обнаружена также приуроченность в расположении митохондрий к складчатой плазмалемме. Как теперь хорошо известно, протуберанцы и лабиринты клеточной оболочки характерны для клеток, выполняющих специфические транспортные функции (Pate, Gunning, 1972). Тем более примечателен факт, что клетки корня, в том числе околососудистые клетки, лишены этих образований.

Итак, клетки первичной ксилемы корня по своей ультраструктуре настолько сильно отличаются от клеток солевых железок, что было бы большой смелостью проводить параллель между этими образованиями. Несмотря на внешнее сходство функций клеток солевых железок и «околососудистых» клеток стелы корня, механизмы, посредством которых осуществляется поступление ионов в сосуды и выделение веществ солевыми железками, вероятно, различны.

Установлено, что ультраструктура цитоплазмы секреторных клеток зависит от характера производимого ими секрета. В ней отмечается обычно преимущественное развитие какой-либо из органелл. Это — аппарат Гольджи — в клетках, осуществляющих секрецию полисахаридов, агранулярный эндоплазматический ретикулум — в клетках, секретирующих липофильные вещества, гранулярный ЭР — в клетках, выделяющих белок (Васильев, 1973). Преобладание определенных клеточных органелл в специализированных секреторных клетках вполне понятно: оно свидетельствует о гиперфункции органелл, связанных с биосинтезом, аккумуляцией и транспортом секретируемого продукта.

Секрецию ионов трудно определить как функцию какой-либо органеллы. Активную секрецию ионов связывают обычно с наличием транспортных АТФ-аз, приуроченных к плазмалемме. На электронно-микроскопическом уровне пока еще не известны критерии, по которым можно было бы судить, насколько обогащена плазмалемма транспортными АТФ-азами, и структурная характеристика плазмалеммы практически не может быть использована для этой цели. По-видимому, на возможность осуществления клеткой рассматриваемой функции в какой-то степени может дать указание состояние митохондрий — органелл, ответственных за синтез АТФ и, следовательно, непосредственно участвующих в механизме активной секреции ионов (процессе, идущем с использованием энергии метаболизма).

Клетки солевых железок отличаются как раз интенсивным развитием митохондриального аппарата, что, по всей видимости, связано с активным транспортом ионов. Однако митохондриальный аппарат бесхлорофильной клетки ответствен практически за весь комплекс метаболичес-

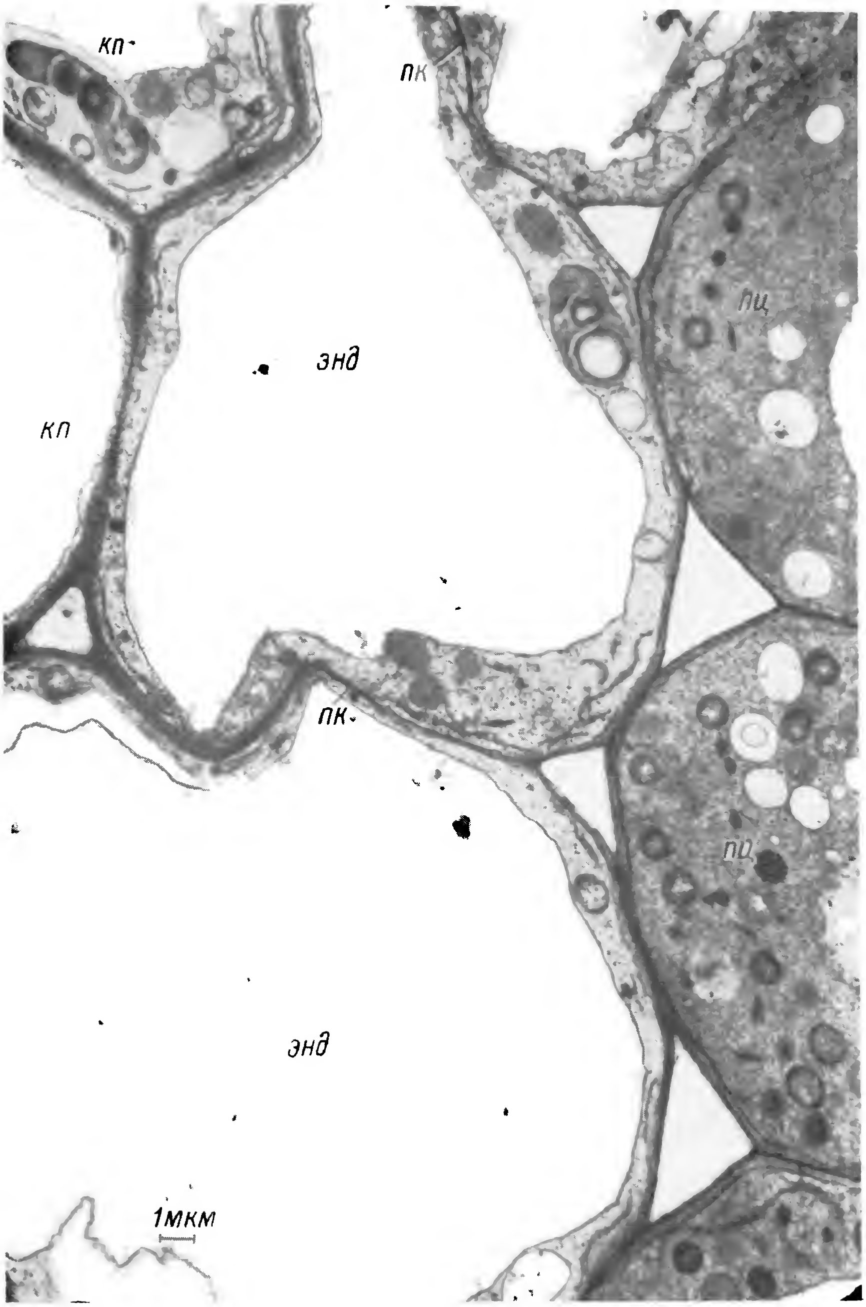


Таблица I

Фрагмент поперечного среза корня *Raphanus sativus* L. в средней части зоны корневых волосков.

кп — коровая паренхима *пк* — поясок Каспари; *пц* — перицикл; *энд* — эндодерма.

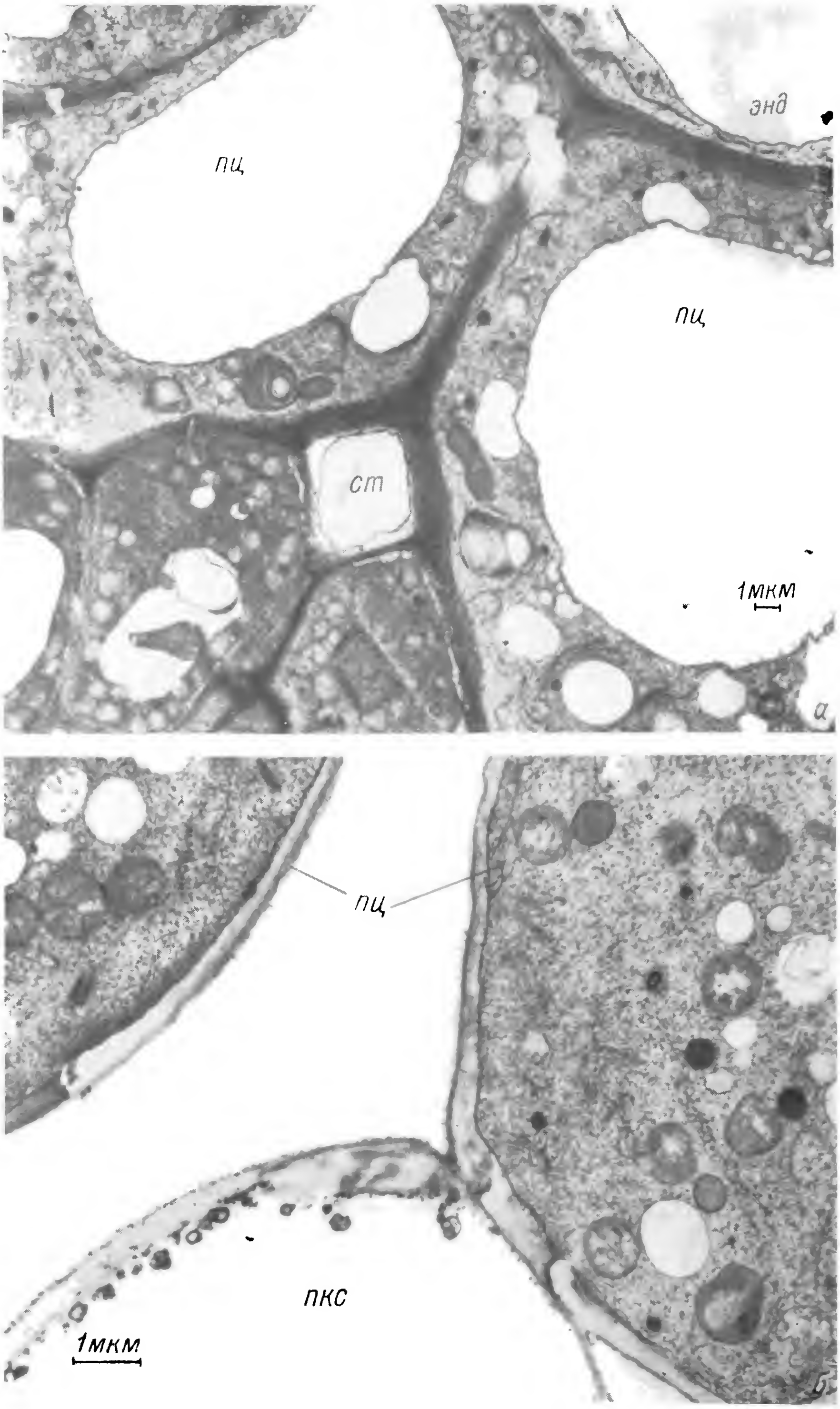


Таблица II

Фрагменты клеток перицикла, граничащих с флоэмными (*а*) и ксилемными (*б*) элементами в корне *Raphanus sativus* L.

пкс — протоксилема; *пц* — перицикл; *ст* — ситовидная трубка; *энд* — эндодерма.

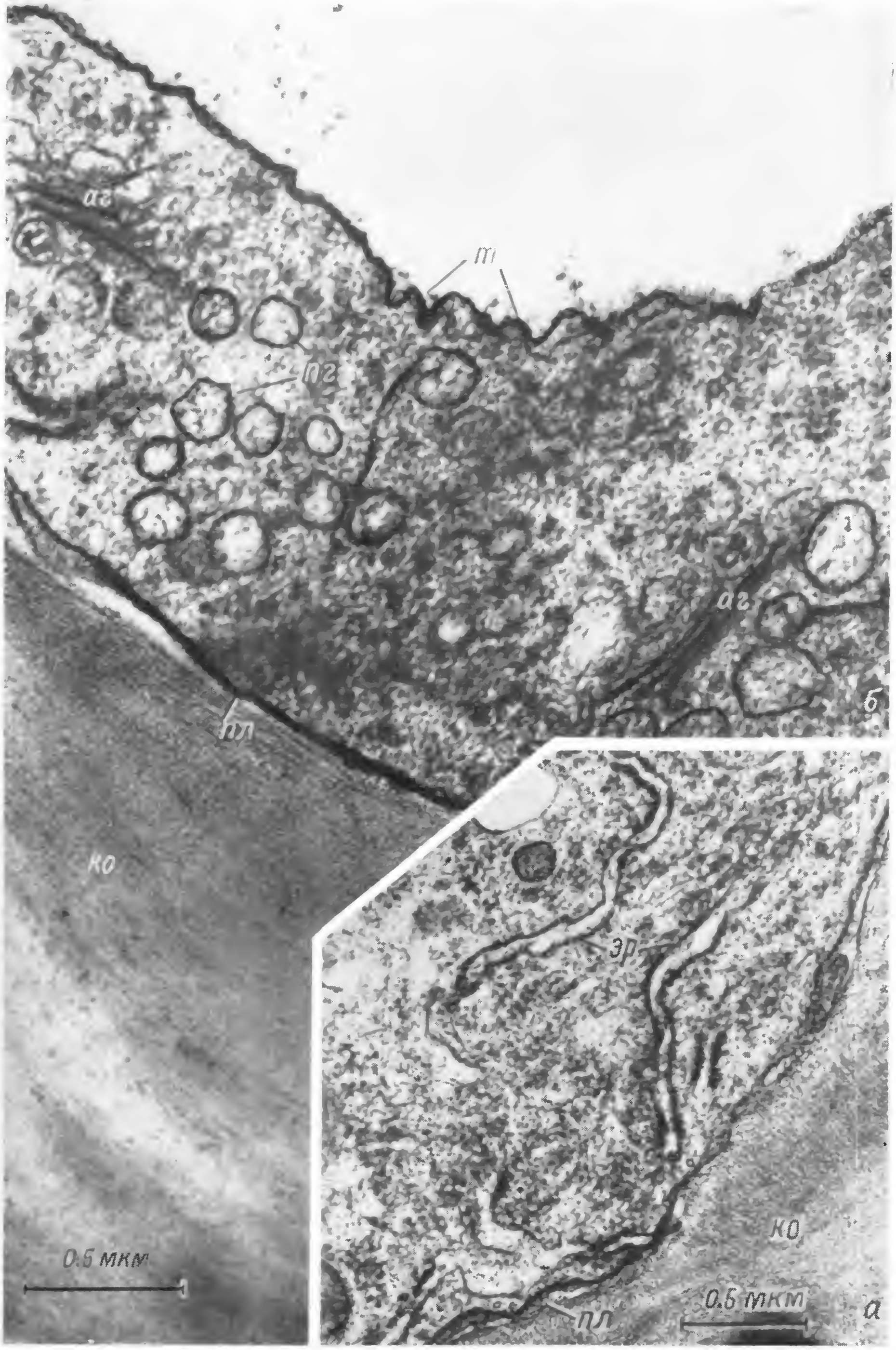


Таблица III

Фрагменты дифференцирующихся сосудов в корне *Raphanus sativus* L. на начальной (*а*) и конечной (*б*) стадии формирования вторичных утолщений.

аг — аппарат Гольджи; *ко* — клеточная оболочка; *пг* — пузырьки Гольджи; *пл* — плазмалемма; *т* — тонопласт.

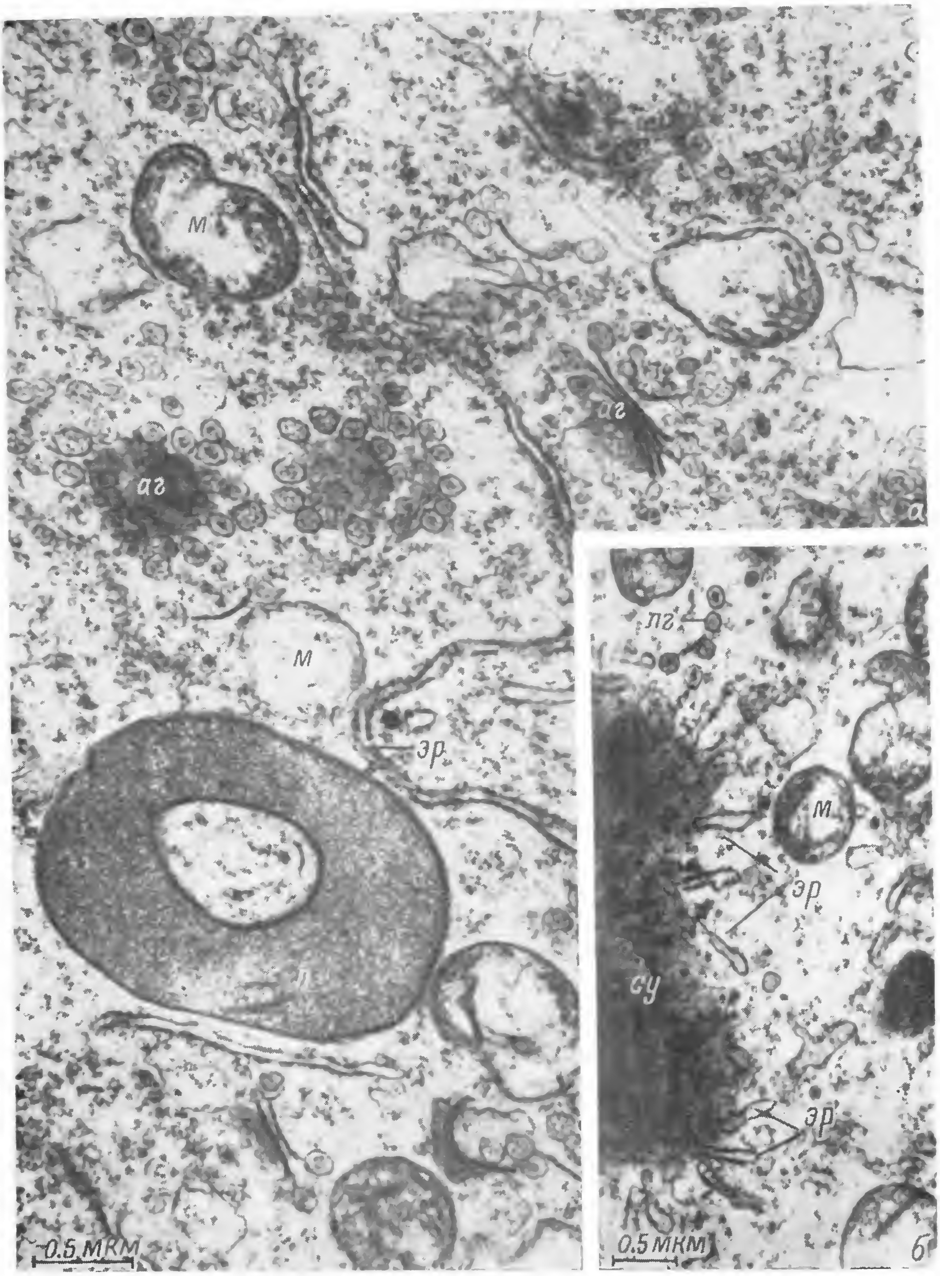


Таблица IV

Дифференцирующийся протоксилемный элемент в корне *Raphanus sativus* L. на стадии формирования вторичных утолщений.

а — общий вид цитоплазмы; *б* — фрагмент спирального утолщения; *аг* — аппарат Гольджи; *м* — митохондрии; *п* — пластида; *пг* — пузырьки Гольджи; *су* — спиральное утолщение сосуда; *эр* — эндоплазматический ретикулум.

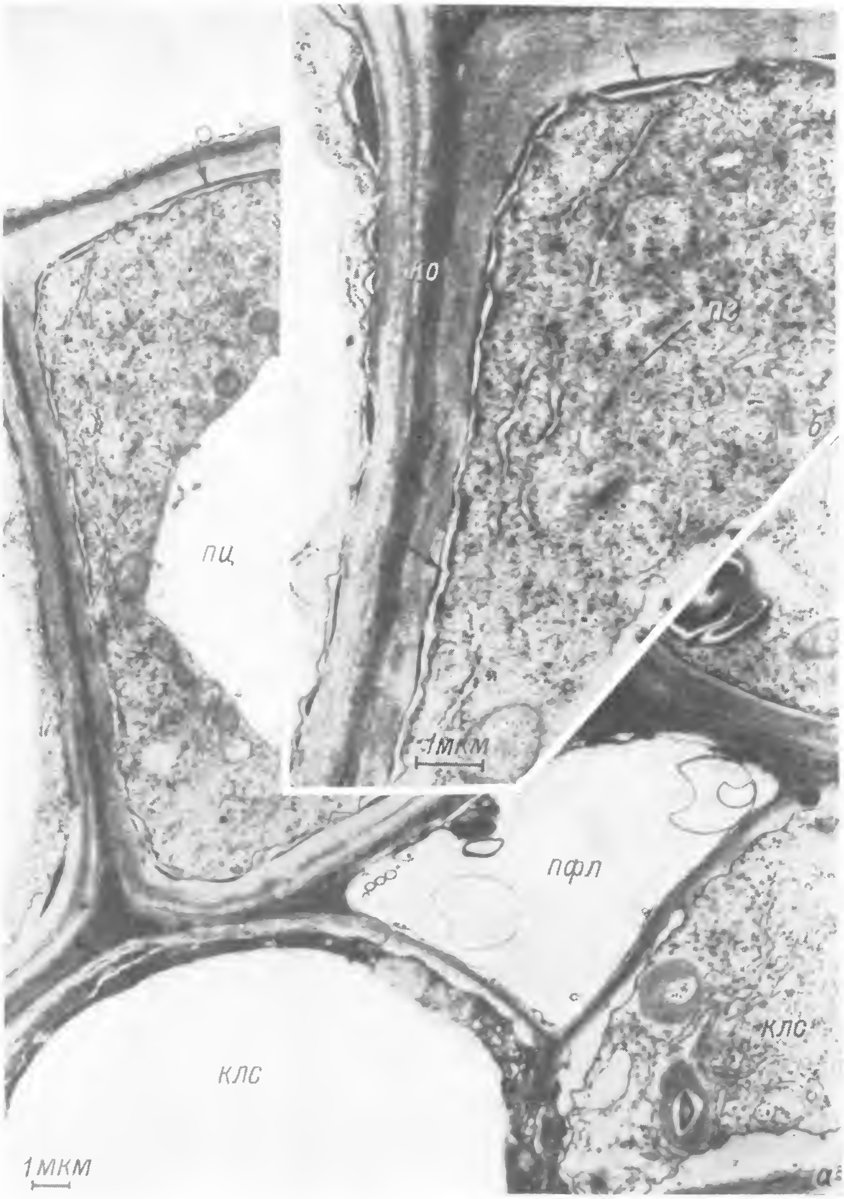


Таблица V

Протофлоэма и перицикл корня *Triticum aestivum* L.

а — общий вид цитоплазмы; *б* — фрагмент клетки перицикла; *клс* — клетки-спутники; *ко* — клеточная оболочка; *пг* — пузырьки Гольджи; *пфл* — протофлоэма; *пц* — перицикл; *стрелками* обозначены отложения плотного вещества на оболочках клеток перицикла.

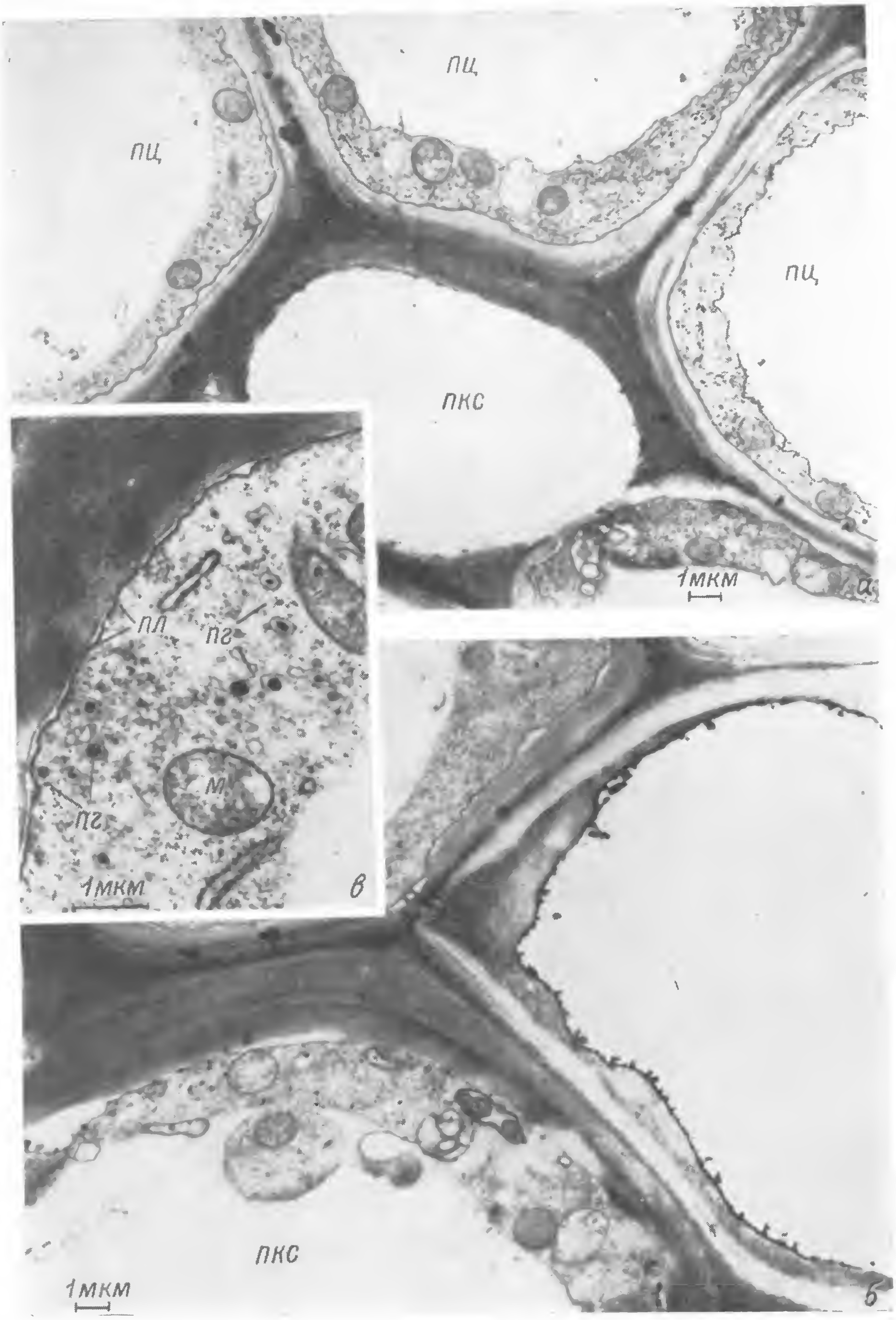


Таблица VI

Протоксилемные элементы и окололососудистые клетки в корне *Triticum aestivum* L.

а — перицикл и сосуд протоксилемы; *б* — фрагменты дифференцирующегося сосуда протоксилемы, околососудистой паренхимной клетки и перицикла; *в* — фрагмент дифференцирующегося сосуда; *м* — митохондрия; *пкс* — протоксилема; *пг* — пузырьки Гольджи; *пл* — плазмалемма; *пц* — перицикл.

ких реакций, происходящих с затратой энергии. Митохондрия в этом смысле — наиболее универсальная органелла. Наличие высокоразвитого хондриома может быть показателем напряженности любых энергетических процессов. В связи с этим только с большой осмотрительностью можно использовать такой показатель, как состояние митохондриального аппарата, для оценки возможной секреторной активности клетки. Все же количество митохондрий и их структура могут быть привлечены к обсуждению вопроса о возможном участии той или иной клетки в активной секреции ионов. Если большое число хорошо развитых митохондрий и не всегда указывает на причастность клетки к секреции ионов, то низкая активность митохондриального аппарата, находящая отражение в его структурной характеристике, может свидетельствовать о том, что клетка не обладает секреторной активностью.

В большинстве клеток, граничащих в тот или иной момент развития корня с сосудами, т. е. в клетках перицикла, недифференцированных клетках прокамбия, дифференцирующихся элементах первичной ксилемы, митохондрий довольно много. Однако в процессе развития этих клеток структура митохондрий изменяется и их число сокращается. На более поздней стадии дифференциации сосудов (а именно такие сосуды и оказываются пограничными по отношению к полностью дифференцированным трахеальным элементам) в структуре их митохондриального аппарата появляются признаки, свидетельствующие о понижении функциональной активности (уменьшается число крист, просветляется матрикс, происходит набухание митохондрий). Судя по структуре митохондрий, «околососудистые» клетки отнюдь не отличаются более высокой активностью митохондриального аппарата по сравнению с соседними клетками центрального цилиндра. В этом отношении весьма показательно относительно слабое развитие хондриома в паренхимных клетках у пшеницы, т. е. истинно околососудистых клетках. Следовательно, относительно большое число митохондрий и высокая степень их структурной дифференциации, наблюдаемые в формирующихся сосудах на ранних стадиях их развития, могут свидетельствовать о метаболической активности этих клеток, отнюдь не связанной с функцией секреции веществ в зрелые трахеальные элементы.

Поскольку «околососудистые» элементы относятся к разным тканям, они отличаются друг от друга некоторыми чертами структуры. Так, перицикл в силу своей функциональной специфики на границе с дифференцированными трахеальными элементами остается полумеристематической тканью и ультраструктура его клеток меняется в зависимости от того, находятся ли они в состоянии «покоя» или деления. На протяжении зоны корневых волосков участки «покоящегося» и делящегося перицикла могут чередоваться по периферии стелы. Меристематическое или полумеристематическое состояния характеризуют также некоторые прокамбиальные клетки, местами также оказывающиеся пограничными по отношению к зрелым трахеальным элементам. Что же касается дифференцирующихся проводящих элементов ксилемы, то все они проходят сходный путь развития и лишь вследствие асинхронности дифференциации на одном и том же уровне корня они отличаются друг от друга по ультраструктуре.

В связи с тем, что значительное место в метаболизме проводящих элементов ксилемы в процессе их развития занимают синтез и секреция веществ клеточной стенки, преобладающими структурными компонентами в их цитоплазме являются аппарат Гольджи и эндоплазматический ретикулум. Степень активности, а следовательно, и структура этих органелл меняются в сосудистых элементах в зависимости от стадии их развития. Так, на ранних стадиях развития сосуда преобладает эндоплазматический ретикулум. Это неоднократно отмечалось в литературе как для первичной, так и для вторичной ксилемы (Cronshaw, 1965a; Pickett-Heaps, Northcote, 1966; Pickett-Heaps, 1968; Robards, 1968, Гамалей, 1972). На более поздних стадиях, в период формирования вторичных утолщений клеточных стенок, преобладающей органеллой становится аппарат Гольджи.

Утолщение клеточных стенок, происходящее при участии аппарата Гольджи, свойственно не только трахеальным элементам, но и паренхимным клеткам центрального цилиндра; в связи с этим в последних также наблюдается высокая активность аппарата Гольджи, сходного во всех своих компонентах с соответствующей органеллой в трахеальных элементах.

Секреторные функции присущи цитоплазме дифференцирующихся трахеальных элементов в полной мере, но они связаны прежде всего с образованием вторичных утолщений клеточных оболочек. Структура цитоплазмы вполне отвечает именно этой функции. Что же касается признаков, которые свидетельствовали бы об активной секреции ионов, то они на уровне ультраструктуры не выявляются.

То же самое можно сказать и о других клетках центрального цилиндра, занимающих пограничное положение по отношению к сосудам. Клетки перицикла являются «околососудистыми» только по отношению к дифференцирующимся первыми узкополостным протоксилемным элементам. При этом площадь контакта клеток перицикла с протоксилемными элементами столь незначительна по сравнению с общей поверхностью этих клеток, что довольно трудно допустить наличие особых транспортных механизмов на таких малых по площади случайно возникающих участках.

В связи со сказанным, вероятно, нельзя рассматривать клетки, пограничные с дифференцированными сосудами, как секреторные со специфическими транспортными функциями.

Обсуждая далее другие структурные особенности тканей центрального цилиндра в связи с гипотезой о секреторном поступлении ионов в сосуды, мы хотели бы обратить внимание еще на одну структурную деталь, обычно остающуюся вне поля зрения сторонников секреторной гипотезы. Представление об активной секреции веществ в сосуды сформировалось на почве тех затруднений, которые возникали перед исследователями при попытке объяснить образование высококонцентрированного эксудата в ксилеме только участием пассивных механизмов. Поступление ионов против градиента концентрации, точнее — против электрохимического градиента, мыслится исключительно как активный процесс.

Механизм активной секреции ионов в настоящее время связывают с катион-стимулируемыми АТФ-азами (Baker, 1966; Лисовская, 1967; Glynn, 1968; Вахмистров, 1971; Вахмистров, Мазель, 1973, и др.). Секреция ионов рассматривается как активный перенос ионов с внутренней поверхности плазмалеммы на наружную ее поверхность. Пока еще не было предложено схем, допускающих миграцию ионов через клеточную оболочку с участием тех же механизмов, которые обеспечивают их транспорт через плазмалемму. Напротив, движение ионов через клеточную оболочку рассматривается как пассивный процесс (Lüttge, 1969; Саляев, 1969, и др.). Таким образом, ионы, секретируемые за плазмалемму «околососудистых» клеток, должны преодолеть еще диффузионный барьер в клеточной стенке между сосудом и «околососудистой» клеткой. Допущение секреторной активности «околососудистых» клеток не снимает, следовательно, полностью проблему пассивного поступления ионов в сосуды. Более того, с этих позиций довольно трудно объяснить наблюдаемое в зоне дифференциации сосудов характерное утолщение клеточных оболочек всех элементов центрального цилиндра. В результате утолщения клеточных стенок путь, который должны пройти ионы, секретируемые цитоплазмой дифференцирующихся клеток до полости сосуда, значительно увеличивается.

Следовательно, данные ультраструктуры свидетельствуют скорее против, чем в пользу гипотезы секреторного поступления веществ в зрелые сосуды ксилемы.

Вместе с тем эти данные вряд ли могут внести вклад также и в гипотезу пассивного вытекания ионов в дифференцированные сосуды по симпласту. Можно считать твердо установленным, что на границе со зрелым сосудом симпласт прерывается. Более того, нарушение симпластических связей в ксилеме происходит задолго до окончания процесса дифференциации — с началом формирования вторичных утолщений клеточных стенок. Именно изоляция трахеальных элементов является, по-видимому, одним из условий, обеспечивающих столь своеобразный ход их развития, заканчивающегося полным лизисом протопласта (Гамалей, 1972). Из-за нарушения симпластических связей никакого вытекания ионов в зрелые сосуды по симпласту происходить не может. Выход ионов из живых клеток в трахеальные элементы возможен только через плазмалемму. Вполне допустимо, что некоторые ионы и нейтральные молекулы выходят из дифференцирующихся трахеид в окружающее их свободное пространство клеточных оболочек и с транспирационным током поступают в полость сосуда. Вопрос заключается только в том, осуществляют ли дифференцирующиеся сосуды или другие «околососудистые» клетки этот процесс более интенсивно, чем другие клетки корня, т. е. являются ли они более «вымываемыми», чем, например, клетки первичной коры.

Дифференцирующийся сосуд, как неоднократно отмечалось в этой работе и ранее в литературе, сохраняет жизнедеятельную цитоплазму вплоть до полного завершения всех процессов, связанных с формированием клеточной оболочки. При этом протопласт долго сохраняет черты структуры, свидетельствующие о его достаточно высокой функциональной активности, связанной прежде всего с самим процессом дифференциации сосуда. Вместе с тем эти клетки постепенно утрачивают симпластические связи и лишаются, таким образом, притока ионов из других клеток по симпласту. Все это заставляет сомневаться в том, что дифференцирующиеся сосуды способны отдавать в свободное пространство ионы в большем количестве, чем другие клетки корня, из которых многие, в частности все клетки первичной коры, на том же уровне корня выглядят метаболически менее активными, чем растущие и дифференцирующиеся трахеальные элементы. Это, возможно, еще в большей степени относится к другим «околососудистым» клеткам, в частности к перициклу и клеткам околососудистой паренхимы.

Обсуждение данных ультраструктуры клеток первичной ксилемы корня приводит, таким образом, к парадоксальному заключению, что так называемые околососудистые элементы центрального цилиндра не могут играть большой роли в непосредственной передаче ионов в зрелые сосуды ни как активные секреторные клетки, ни как пассивные компоненты транспортной системы. К чему же в таком случае сводится их роль в транспорте ионов?

Динамика развития трахеальных элементов в первичной ксилеме корня, а также взаимное расположение дифференцированных и дифференцирующихся элементов ксилемы, общая последовательность процессов дифференциации тканей в корне и связанные с ней особенности ультраструктуры клеток, т. е. фактически все, что в совокупности составляет структурную основу транспорта ионов в корне, очень хорошо согласуется со сформулированной Хильмо гипотезой, согласно которой сами сосуды прежде всего ответственны за аккумуляцию в них ионов. Говоря конкретнее, ксилемный эксудат представляет собой результат жизнедеятельности каждого трахеального элемента, содержимое которого превращается в конце концов в сплошную вакуоль. Именно вакуолярное содержимое с его высокой концентрацией разнообразных ионов и молекул, накапливаемых в период роста и дифференциации трахеальных элементов, и составляет, по всей видимости, основу ксилемного эксудата. Лизис всех мембранных компонентов цитоплазмы, в том числе тонопласта и плазмалеммы, наступающий на самой конечной стадии развития трахеального элемента, обеспечивает заполнение его полости вакуолярным соком, разбавляемым в последующем за счет воды, продолжающей поступать в дифференцированный проводящий элемент осмотическим путем.

О том, что содержимое дифференцированных сосудов имеет более низкую концентрацию ионов по сравнению с вакуолярным содержимым околососудистых клеток (как и других живых клеток корня) свидетельствуют прямые определения активности, выполненные Боулингом (Bowling, 1972). И это легко объясняется постепенным оттоком ксилемного сока по дифференцированным сосудам и разбавлением его за счет вновь поступающей воды.

Ионы и молекулы могут поступать в трахеальные элементы по симпласту преимущественно в период их роста и начала дифференциации, когда трахеальный элемент находится в состоянии наиболее активной жизнедеятельности. Именно в это время трахеальные элементы используют симпластические связи для получения метаболитов из клеток коры корня. Наступающая затем изоляция их протопластов обеспечивает сохранение аккумулированных веществ, включаемых в процессы метаболизма, активно идущие в этих клетках.

Дифференцирующийся трахеальный элемент можно считать в связи с этим конечным звеном в симпласте тканей корня. По Арицу (1958), симпластический транспорт представляет собой пассивный процесс в том смысле, что не требуется затраты энергии на само передвижение веществ, происходящее диффузионным путем — по градиенту концентрации. Однако пассивный симпластический транспорт опосредован процессами метаболизма, создающими тот градиент концентрации, который является необходимым условием диффузионного передвижения веществ. В симпласте вещества движутся от мест накопления к местам их интенсивного потребления.

В корне, как становится ясно из разносторонних данных, наиболее высокой метаболической активностью обладают дифференцирующиеся клетки (см. Обручева, 1965, 1973; Хавкин, 1973).

В связи с этим дифференцирующиеся клетки являются наиболее активными потребителями ионов и молекул, свободно диффундирующих в симпласте. На уровне развитых корневых волосков, где первичная кора полностью дифференцирована, стела корня становится местом наиболее интенсивно идущего процесса дифференциации. И именно поэтому к центральному цилиндру переходит роль ткани, концентрирующей ионы. Особую активность здесь должны проявлять клетки, проходящие начальные стадии дифференциации, в частности дифференцирующиеся сосуды, еще сохранившие симпластические связи с окружающими клетками. Как во всякой другой растительной клетке, дифференцирующейся с образованием центральной вакуоли, вакуоль становится местом концентрирования ионов и молекул, частично или полностью исключаемых таким путем из обменных процессов. После завершения дифференциации сосуда, сопровождающейся полным лизисом компонентов цитоплазмы, вся полость членика сосуда оказывается заполненной вакуолярным соком.

Авторы выражают благодарность Е. М. Бармичевой за помощь в подготовке материала для электронномикроскопического изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1973). Структурные основы секреции у растений. Докт. дисс., БИН, Л. — Вахмистров Д. Б. (1971). Возможные пути и механизмы радиального транспорта ионов в корнях растений. Агрохимия, 9 : 138—152.— Вахмистров Д. Б., Е. Б. Куркова, В. А. Соловьев. (1972). Некоторые характеристики плазмодесм и ломасомоподобных образований в корнях ячменя в связи с транспортом веществ. Физиол. раст., 19, 5 : 951—960. — Вахмистров Д. Б., Ю. Я. Мазель. (1973). Поглощение и передвижение солей в клетках корня. Итоги науки и техники. Всес. инст. научн. и техн. информ., сер. Физиол. раст., I. — Гамалей Ю. В. (1972). Цитологические основы дифференциации ксилемы. — Лисовская Н. П. (1967). Аденозинтрифосфотаза клеточных мембран и перенос ионов. Усп. биол. хим., 8 : 93—116. — Обручева Н. В. (1965). Физиология растущих клеток корня. — Обручева Н. В. (1973). Специфика метаболизма

корня. Итоги науки и техники. Всес. инст. научн. и техн. информ., сер. Физиол. раст., I. — Саляев Р. К. (1969). Поглощение веществ растительной клеткой. — Хавкин Э. Е. (1973). Обмен веществ растущих клеток корня. Итоги науки и техники. Всес. инст. научн. и техн. информ., сер. Физиол. раст., I. — Anderson W. P. (1972). Ion transport in the cells of higher plant tissues. Ann. Rev. Plant Physiol., 23 : 51—72. — Anderson W. P., C. R. House. (1967). A correlation between structure and function in the root of *Zea mays*. J. Exptl. Bot., 18 : 544—556. — Anderson W. P., E. J. Reilly. (1968). A study of the exudation of excised maize roots after removal of the epidermis and outer cortex. J. Exptl. Bot., 19 : 19—30. — Arisz W. H. (1958). Influence of inhibitors on the uptake and the transport of chloride ions in leaves of *Vallisneria spiralis*. Acta Bot. Neerl., 7 : 1—32. — Arisz W. H. (1964). Influx and efflux of electrolytes. Acta Bot. Neerl., 13 : 1—58. — Arisz W. H. (1969). Intercellular polar transport and the role of the plasmodesmata in coleoptiles and *Vallisneria* leaves. Acta Bot. Neerl., 18 : 14—38. — Arisz W. H., E. P. Wiersema. (1966). Simplastic long distance transport in *Vallisneria* plants investigated by means of autoradiograms. Proc. Konigl. Ned. Akad. Wetensch., 69C : 223—241. — Baker P. (1966). The sodium pump. Endeavour, 25 : 166—171. — Bowling D. J. F. (1972). Measurement of profiles of potassium activity and electrical potential in the intact root. Planta, 108 : 147—153. — Bowling D. J. F., A. Q. Ausari. (1971). Evidence for a sodium influx pump in sunflower roots. Planta, 98 : 323—329. — Bowling D. J. F., P. Weatherley. (1964). Potassium uptake and transport in roots of *Ricinus communis*. J. Exptl. Bot., 15, 45. — Crafts A. S., T. C. Broyer. (1938). Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. Amer. J. Bot., 25 : 529—535. — Cronshaw J. (1965a). The organization of cytoplasmic components during the phase of cell wall thickening in differentiating cambial derivatives of *Acer rubrum*. Canad. J. Bot., 43 : 1401—1407. — Cronshaw J. (1965б). Cytoplasmic fine structure and cell wall development in differentiating xylem elements. In: Cellular ultrastructure of woody plants. — Dunlop J., D. J. F. Bowling. (1971). The movement of ions to the xylem exudate of maize roots. I. Profiles of membrane potential and vacuolar potassium activity across the root. J. Exptl. Bot., 22 : 434—444. — Fisher J. D., D. Hansen, T. K. Hodges. (1970). Correlation between ion fluxes and ion-stimulated adenosine triphosphatase activity of plant roots. Plant Physiol., 46 : 812—814. — Fisher J., T. Hodges. (1969). Monovalent ion stimulated adenosine triphosphatase from oat roots. Plant Physiol., 44 : 385—395. — Glynn I. (1968). Membrane ATP-ase and cation transport. In: Structure and function of membranes. — Hall J. L., R. Sexton, D. A. Baker. (1971). Metabolic changes in washed, isolated steles. Planta, 96 : 54—61. — Higinbotham N. (1973). The mineral absorption process in plants. Bot. Rev., 39, 1 : 15—60. — Hylmö B. (1953). Transpiration and ion absorption. Physiol. Plantarum, 6 : 333—405. — Läuchli A. (1972). Translocation of inorganic solutes. Ann. Rev. Plant Physiol., 23 : 197—218. — Läuchli A., E. Epstein. (1969). Kinetics of ion translocation to xylem vessels in individual corn roots. Abstr. XI Intern. Bot. Congr. Seatle—Washington. — Läuchli A., E. Epstein. (1970). Evaluation of a stelar pump mediating the transfer of ions into the xylem vessels of corn roots. Plant Physiol., 46, suppl. : 12. — Läuchli A., A. R. Spurr, E. Epstein. (1971). Lateral transport of ions into the xylem of corn roots. II. Evoluation of a stelar pump. Plant Physiol., 48 : 118—124. — Levering A. W. Thomson. (1971). The ultrastructure of the salt gland of *Spartina foliosa*. Planta, 97 : 183—196. — Lundegårdh H. (1950). The translocation of salts and water through wheat roots. Physiol. Plantarum, 3 : 103—151. — Lüttge U. (1969). Aktiver transport. Kurzstreckentransport bei Pflanzen. Protoplasmatologia, 8. — Lüttge U. (1971). Structure and function of plant glands. Ann. Rev. Plant Physiol., 22 : 23—44. — Lüttge U., G. G. Laties. (1966). Dual mechanism of ion absorption in relation to long distance transport in plants. Plant Physiol., 41 : 1531—1539. — Lüttge U., G. G. Laties. (1967). Absorption and long distance transport by isolated stele of maize roots in relation to dual mechanisms of ion absorption. Planta, 74 : 173—187. — Moore D. P., B. J. Mason, E. V. Maas. (1965). Accumulation of calcium in exudate of individual barley roots. Plant Physiol., 40, 4. — Pate J. S., B. E. S. Gunning. (1972). Transfer cells. Ann. Rev. Plant Physiol., 23 : 173—196. — Pickett-Heaps J. D. (1968). Further ultrastructural observations on polysaccharide localization in plant cells. J. Cell. Sci., 3 : 55—64. — Pickett-Heaps J. D., D. H. Northcote. (1966). Relationship of cellular organelles to the formation and development of the plant cell wall. J. Exptl. Bot., 17 : 20. — Robards A. W. (1968). A new interpretation of plasmodesmatal ultrastructure. Planta, 82 : 200—210. — Robards A. W., S. M. Jackson, D. T. Clarkson, A. J. Sanderson. (1973). The structure of barley roots in relation to the transport of ions into the stele. Protoplasma, 77 : 291—313. — Robards A. W., M. E. Robb. (1972). Uptake and binding of uranil ions by barley roots. Science, 178, 4064 : 980—982. — Russel R. S., V. M. Shorrocks. (1959). The relationship between transpiration and the absorption of inorganic ions by intact plants. J. Exptl. Bot., 10 : 301. — Tazawa M. (1972). Membrane characteristics as revealed by water and ionic relations of algal cells. Protoplasma, 75 : 427—460. — Thomson W. W., W. L. Berry, L. L. Lin. (1969). Localization and secretion of salt by the salt glands of *Tamarix aphylla*. Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.), 63 : 310—317. — Thomson W. W., L. L. Lin. (1967). Ultrastructural features of the salt gland of *Tamarix aphylla* L. Planta, 73 : 201—220. — Van Andel O. M. (1953).

The influence of salts on the exudation of tomato plants. Acta Bot. Neerl., 2 : 445—521. — Yu G. H., P. J. Kramer. (1967). Radial salt transport in corn roots. Plant Physiol., 42 : 985—990. — Yu G. H., P. J. Kramer. (1969). Radial transport of ions in roots. Plant Physiol., 44 : 1095—1100. — Ziegler H., U. Lüttge. (1966). Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. I. Die Feinstructure. Planta, 70 : 193—206.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 13 VIII 1974.

SUMMARY

An electron microscopic study of root stele cells from seedlings of *Raphanus sativus* L. and *Triticum aestivum* L. has been undertaken in order to test hypotheses of mechanisms of substances transfer into the xylem vascularele ments. Bordering on the mature vessels there are the cells of pericycle, stelar parenchym, undifferentiated procambial cells along with differentiating metaxylem elements. None of these cell types posesses traits which would justify their qualification as secretory cells with specific function of ion transport.

The data on developmental dynamics and ultrastructure of the stele speak in favour of the hypothesis by Hylmö (1953) of the leading role of differentiating tracheal elements in producing xylem exudate. Differentiating vessels on early developmental stages present the final link in the symplast of primary root tissues. During the period of growth the future vessels and tracheids, posessing high metabolic activity, obtain the necessary elements of nutrition from surrounding cells through the symplast. After symplastic connections cease to exist the xylem vascular elements for a long time still remain life-active. Part of metabolic products and excessive ions are accumulated in vacuoles. It is the vacuolar sap filling the cavity of tracheal element after the death of protoplast that formes the basis of xylem exudate.

УДК 546.21 : 581.132 : 581.526.53 (575 1)

Т. А. Глаголева, Р. М. Рейнус, А. Т. Мокроносов,
О. В. Заленский

ВЛИЯНИЕ КИСЛОРОДА НА ФОТОСИНТЕЗ И ФОТОДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ ПУСТЫНИ ЮГО-ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМОВ

T. A. GLAGOLEVA, R. M. REINUS, A. T. MOKRONOSOV, O. V. ZALENSKY. THE EFFECT OF OXYGEN ON PHOTOSYNTHESIS AND PHOTORESPIRATION IN DESERT PLANTS OF SOUTH-EAST KARAKUMS

Исследовалось влияние кислорода на фотосинтез и выделение $C^{14}O_2$ на свету у 15 представителей пустынной флоры. При 1% O_2 выделение $C^{14}O_2$ снижается в несколько раз по сравнению с 21% O_2 у всех исследованных нами растений. Величины выделяющейся $C^{14}O_2$ за 10 минут экспозиции не превышают 5% от ассимилированного в процессе 3-минутного фотосинтеза углерода и не могут объяснить суммарный эффект кислорода на видимый фотосинтез. По реакции фотосинтеза на кислород исследованные растения могут быть разделены на 3 группы: у С-3 растений наблюдается ингибирование фотосинтеза кислородом. У второй группы растений не было отмечено различий в интенсивности фотосинтеза при 1 и 21% O_2. У этой группы растений обнаруживаются признаки суккулентности. У С-4 растений проявлялось стимулирующее влияние 21% O_2 на фотосинтез. Показано, что у С-4 растения — *Atriplex dimorphostegia* при снижении интенсивности света со 100 тыс. лк до 20 тыс. лк стимулирующий эффект кислорода сменяется его ингибирующим действием. Предполагается, что имеется несколько мест влияния кислорода на метаболизм растений.

Среди факторов среды, влияющих на газообмен растений на свету, недостаточно изученным остается роль концентрации кислорода. В результате работ исследовательских групп Г. Кроткова, К. Егле, И. Зелич и О. Бьоркмана за последнее десятилетие сложилось представление о том, что у растений, ассимилирующих CO_2 через цикл Кальвина (так называемые С-3 растения) и обладающих фотодыханием, происходит ингибирование видимого фотосинтеза кислородом (эффект Варбурга). С другой стороны, у растений, усваивающих CO_2 через дикарбоновые кислоты (С-4 растения) и не имеющих фотодыхания, реакция на кислород отсутствует. По мнению Зелич (Zelitch, 1971), ингибирование видимого фотосинтеза кислородом у С-3 растений происходит только вследствие фотодыхания, т. е. усиления выделения CO_2 за счет продуктов гликолатного пути.

Таким образом, ингибирующее действие кислорода на фотосинтез стало в настоящее время одним из актуальнейших вопросов газообмена, поскольку он связывает воедино фотосинтез, фотодыхание и метаболизм растений. Однако ингибирующее влияние кислорода на видимый фотосинтез может быть связано с его воздействием не только на фотодыхание, но и на механизм самого процесса фотосинтеза. Расчленение этих процессов в эксперименте представляет большой интерес. Поэтому ряд исследователей пытается выяснить относительный вклад фотосинтеза и фотодыхания в суммарный эффект влияния кислорода на видимый фотосинтез (Fock и др., 1971; Osmond, Bjorkman, 1972; D'Aoust, Canvin, 1973). Литературные данные об условиях, при которых эффект Варбурга проявляется в наибольшей степени, весьма противоречивы. Малочисленность объектов исследования, применение различных методик затрудняет сравнение полученных результатов. Так, согласно данным одних исследователей, ингибирующее действие кислорода на фотосинтез наиболее четко проявляется при высокой интенсивности света (Gibbs, 1970; Bjorkman 1971a; Zelitch, 1971, и др.), другие авторы указывают на независимость этого эффекта от освещенности (Poskuta и др., 1971).

Относительно влияния концентрации CO_2 на ингибирующий эффект кислорода данные достаточно однородны: увеличение концентрации CO_2 от 0.03 до 1%, как правило, снимает ингибирование (Coombs, Whittingham, 1966; Joliffe, Tregunna, 1968; Fock и др., 1969, и др.).

Определения показывают, что ингибирующее действие кислорода не полностью обратимо. Так, по данным сотрудников группы Кроткова (Forrester и др., 1966), при возвращении листьев редиса из атмосферы чистого кислорода (100%) в атмосферу, где его содержание равно 21%, их фотосинтез составляет половину или несколько более величины фотосинтеза листьев, находившихся все время в атмосфере с 21% кислорода.

Относительно механизма действия кислорода высказываются различные точки зрения, но ни одна из них пока не может объяснить ингибирующего действия кислорода при различном сочетании факторов. Наиболее простое объяснение можно было бы искать в воздействии кислорода на устьичное сопротивление. Однако исследования последних лет (Bulley, Tregunna, 1970; Gauhl, Bjorkman, 1971) показывают, что транспирация — процесс, зависимый от устьичного сопротивления, не изменяется при изменении концентрации кислорода. Таким образом, эта точка зрения оказывается мало обоснованной.

В последние годы получило признание представление о конкурентном ингибировании рибулозодифосфаткарбоксилазы молекулярным кислородом (Bowes и др., 1971; Berry, 1971), что может быть связано с окислением сульфгидрильных групп карбоксилазы. Имеются сведения о ферменте, окисляющем рибулозодифосфаткарбоксилазу в кислородной среде (Andrews и др., 1973). Возможно также влияние кислорода на электронтранспортную цепь и цикл Кальвина.

Как уже отмечалось выше, при повышенной концентрации кислорода в атмосфере в процессе фотосинтеза в листьях С-3 растений наблюдается накопление гликолевой кислоты (Воскресенская и др., 1971; Zelitch, 1971; Гиббс, 1972, и др.). Именно это соединение рассматривается как специфический субстрат фотодыхания, и через гликолевую кислоту (согласно сложившимся в литературе представлениям) углерод выводится из основного восстановительного русла, что в конечном счете приводит к снижению интенсивности видимого фотосинтеза. Количественные расчеты, произведенные Осмондом и Бьоркманом (Osmond, Bjorkman, 1972), показывают, что прохождение углерода через гликолатный путь не обеспечивает тех больших величин фотодыхания, которыми можно было бы объяснить разницу в интенсивности фотосинтеза, измеренного при 21% и 1% O_2 в атмосфере. Усиление образования гликолевой кислоты при повышении концентрации кислорода может происходить и у С-4 растений, у которых видимый фотосинтез не изменяется при разной концентрации кислорода (Heichel, 1972). Однако предполагается, что механизм образования гликолевой кислоты у С-4 растений иной, чем у С-3 растений, и не связан с фотодыханием (Osmond, Bjorkman, 1972).

Высказывается мнение о наличии фотодыхания и у С-4 растений (Volk, Jackson, 1972), которое, однако, маскируется вследствие полной рефиксации выделяющейся CO_2.

Из сказанного выше видно, что многие вопросы, касающиеся зависимости видимого фотосинтеза от концентрации кислорода, остаются неясными.

Проблема зависимости фотосинтеза от концентрации кислорода рассматривается в разных аспектах. Большое внимание уделяется также этому вопросу в экологическом плане. Бьоркман в своих последних работах указывает, что при высокой температуре и низкой концентрации

CO_2 величина ингибирования фотосинтеза кислородом наибольшая. Усиление ингибирующего действия кислорода при высокой температуре Бьоркман связывает с возрастающей потерей углерода в этих условиях в процессе фотодыхания. У С-4 растений фотосинтез не ингибируется кислородом, поскольку при одинаковой внешней концентрации CO_2 они (по сравнению с С-3 растениями) ассимилируют при относительно более высокой концентрации CO_2 в листе; иначе говоря, С-4 растения имеют концентрирующий механизм усвоения CO_2. В растительном покрове жарких и сухих пустынь Южной Калифорнии преобладают виды, имеющие С-4 путь фотосинтетической фиксации CO_2. Растения, у которых отсутствует реакция на кислород, рассматриваются как наиболее адаптированные к высокой температуре и недостатку влаги.

Проводя исследования в жаркой пустыне — Юго-Восточных Каракумах — мы поставили цель изучить зависимость фотосинтеза и фотодыхания от концентрации кислорода у основных эдификаторов.

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ ФОТОСИНТЕЗА И ВЫДЕЛЕНИЯ CO_2 НА СВЕТУ

Как известно, раздельное изучение фотосинтеза и фотодыхания связано с большими трудностями. При определении истинного фотосинтеза можно получить заниженные величины вследствие потери углерода в процессе фотодыхания, а при определении скорости фотодыхания невозможно устранить рефиксацию выделяющейся CO_2. В связи с этим, как неоднократно отмечалось в литературе, определение величины фотодыхания само по себе достаточно трудно. Получаемые результаты во многом определяются условиями проведения эксперимента. Например, при определении величины фотодыхания по выделению $C^{14}O_2$ (после фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$) большое значение имеет предварительная экспозиция в атмосфере $C^{14}O_2$, так как при этом с разной скоростью заполняются пулы субстратов фотодыхания и темнового дыхания (Вярк и др., 1970). При использовании длительных экспозиций, порядка 15—30 минут (Atkins, Canvin, 1971; Hough, Wetzel, 1972), окисление субстратов темнового дыхания и фотодыхания неотделимо друг от друга. Наоборот, при секундных экспозициях в атмосфере $C^{14}O_2$ невозможно отделить $C^{14}O_2$, выделяющуюся при окислении субстратов фотодыхания, от выделения адсорбционно-связанной, неметаболитической. Так, в недавно опубликованной работе Винна с соавторами (Wynn и др., 1973) показано, что фотодыхание, измеренное по выделению $C^{14}O_2$ в темноте за минуту, следующую за световым периодом, может достигать 48% от количества $C^{14}O_2$, поглощенного листом при 5-секундной экспозиции на свету. Эти цифры, несомненно, завышены. Следует отметить, что столь высокие величины фотодыхания (измеренного по выделению $C^{14}O_2$) в литературе отмечаются лишь в тех случаях, когда регистрируется выделение газа. Соответственной убыли радиоактивности в растительном материале никем не наблюдалось. Методика наших исследований фотодыхания заключалась в следующем: после 3-минутного фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ и 1-минутного выдерживания листьев в атмосфере $C^{12}O_2$ (чтобы произошло «довосстановление» $C^{14}O_2$) листья переносились в замкнутую систему с различным составом газовой среды. Выделяющаяся $C^{14}O_2$ улавливалась в поглотителе, заполненном 20% KOH. Подробное описание методики дано в предыдущей работе (Глаголева и др., 1971).

Фотосинтез определялся с помощью радиометрического метода (Вознесенский и др., 1965). Использование в опытах достаточно коротких экспозиций — от 3 до 180 секунд — приближало нас к определению истинной скорости этого процесса. Для уменьшения в листовой камере содержания кислорода через камеру до введения в нее $C^{14}O_2$ в течение 120 секунд продувался азот. Это приводило к снижению содержания O_2 до 1%.

Увеличение времени пребывания листьев в азоте не влияло на силу действия кислорода на фотосинтез. Листовая камера термостатировалась током воды. Температура в камере в период определений составляла 28—30°. Введение $C^{14}O_2$ в листовую камеру осуществлялось из газгольдера шприцем-дозатором. В вариантах с низкой концентрацией CO_2 подача $C^{14}O_2$ в листовую камеру производилась несколько раз по мере уменьшения ее количества в камере. Удельная радиоактивность $C^{14}O_2$ составляла около 1 кюри/л CO_2.

Параллельно с определением фотосинтеза проводился контроль за состоянием устьиц по целлулоидным репликам, снятым с эпидермиса. Устьица оставались открытыми во всех вариантах опытов; следовательно, особенности газообмена, отмечаемые в опытах, не были связаны с изменениями состояния устьиц.

Опыты были многофакторными, и, помимо концентрации O_2 (21 и 1%), в них изменялись интенсивность света (100 и 20 тыс. лк) и концентрация CO_2 (0.04 и 0.5%).

В качестве объектов исследования были выбраны виды растений, принадлежащие к разным экологическим группам. Для более углубленного исследования реакции фотосинтеза на кислород брались контрастные виды, которые на основании данных по анатомическому строению, характеру выделения $C^{14}O_2$ на свету и метаболизму C^{14} можно было условно разделить на 3 группы. У 1-й группы растений строение мезофилла было обычным (хорошо выраженная губчатая и палисадная паренхима). Это С-3 растения, осуществляющие фиксацию CO_2 по циклу Кальвина (например, *Smirnowia turkestana* и *Chenopodium murale*). В качестве представителей видов 2-й группы с С-4 путем фиксации CO_2 были взяты *Aristida karelinii* и *Atriplex dimorphostegia*. Они характеризуются наличием специализированных клеток, образующих обкладку вокруг проводящих пучков. Представителем 3-й группы был *Haloxylon aphyllum*, имеющий своеобразное строение асссимилирующих органов. По отношению количества выделенного $C^{14}O_2$ на свету к количеству его в темноте (коэффициент С/Т) мы судили о наличии или отсутствии фотодыхания у растений. По этому показателю исследованные виды были разделены на 3 группы, однако это подразделение не всегда соответствовало данным по анатомическому строению и фотосинтетическому метаболизму $C^{14}O_2$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Выделение $C^{14}O_2$ на свету при различном содержании кислорода

Как показывают данные, представленные в табл. 1, при снижении количества O_2 в среде с 21 до 1% у исследованных видов растений обычно в несколько раз уменьшается выделение $C^{14}O_2$. Исключение составляет *Cynodon dactylon*, у которого при освещении 100 тыс. лк выделение $C^{14}O_2$ не зависит от содержания O_2. Следует отметить, что при 1% O_2 в условиях слабого освещения (20 тыс. лк) у большинства видов выделение $C^{14}O_2$ тормозится в большей степени, чем при этой же концентрации O_2 в условиях полного солнечного освещения.

На свету и в темноте уменьшение выделения $C^{14}O_2$ при снижении количества O_2 в атмосфере было одного порядка. Абсолютное же количество $C^{14}O_2$, выделяющейся за 10 минут экспозиции на свету, было невелико и, как правило, не превышало 5% от количества $C^{14}O_2$, ассимилированной в процессе трехминутного фотосинтеза. При этом у одних растений, таких как *Haloxylon aphyllum*, наблюдалось большее выделение $C^{14}O_2$ при освещенности 100 тыс. лк, тогда как у других, например *Senecio subdentatus*, наоборот, при 20 тыс. лк.

ТАБЛИЦА 1

Выделение $C^{14}O_2$ на свету и в темноте при разном содержании O_2 в атмосфере и различной интенсивности света

Вид *	Свет			Темнота
	в % от количества $C^{14}O_2$, выделенной при 21% O_2 и 100 тыс. лк			в % от количества $C^{14}O_2$, выделенной при 21% O_2
	100 тыс. лк	20 тыс. лк		
	O_2, %			
	1	21	1	1
Haloxylon aphyllum	27	67	40	25
Aristida karelinii	39	80	25	22
Cynodon dactylon	100	50	50	—
Smirnowia turkestana	40	100	8	14
Astragalus paucijugus	47	67	26	—
Senecio subdentatus	62	160	19	—

* Названия растений приведены по «Флоре СССР» и по О. А. Михельсон (1955).

2. Зависимость интенсивности фотосинтеза от содержания кислорода

Детальные исследования влияния кислорода на интенсивность фотосинтеза при различном освещении и концентрации CO_2 были выполнены на четырех видах растений, два из которых принадлежат к С-3 растениям (*Smirnowia turkestana*, *Chenopodium murale*), а два других — к С-4 растениям (*Aristida karelinii*, *Atriplex dimorphostegia*).

У каждого вида изучалась фиксация $C^{14}O_2$ при различных экспозициях (не менее 5 опытов). Обращает на себя внимание линейный характер зависимости включения $C^{14}O_2$ от времени (рис. 1). Лишь в некоторых случаях отмечался излом кривой. Это, по-видимому, связано с нарушением водного режима листьев, наступавшего по мере увеличения экспозиции листьев в камере. На рис. 1 приведены данные одного из типичных опытов, где листья всех исследованных видов растений находились в одной камере, т. е. в условиях, наиболее благоприятных для выявления видовых различий в реакции фотосинтеза на кислород.

У *Chenopodium murale* (рис. 1, *3*) и *Smirnowia turkestana* (рис. 1, *1*) максимальный положительный эффект Варбурга проявлялся при 0.04% CO_2 и при 20 тыс. лк. Превышение интенсивности фотосинтеза при 1% O_2 над скоростью этого процесса при 21% составляет у *Chenopodium murale* 150%, а у *Smirnowia turkestana* — 50%. При 100 тыс. лк и 0.5% CO_2 ингибирующий эффект кислорода, как правило, выражен крайне слабо, а у *Smirnowia turkestana* часто совсем исчезает. У С-4 растений не было отмечено однозначной зависимости фотосинтеза от концентрации кислорода. Так, у *Aristida karelinii* (рис. 1, *2*) при всех сочетаниях факторов (интенсивности света и концентрации CO_2) вместо ингибирующего проявлялось стимулирующее действие кислорода на фотосинтез. Только при высокой интенсивности света (100 тыс. лк) и повышенной концентрации CO_2 (0.5%) у этого вида ослаблялась реакция фотосинтеза на кислород. У другого С-4 растения — *Atriplex dimorphostegia* (рис. 1, *4*) при 20 тыс. лк проявлялся положительный эффект Варбурга; превышение скорости ассимиляции при 1% O_2 над скоростью этого процесса при 21% O_2 достигало у этого вида 40%. При 100 тыс. лк у этого вида положительный эффект Варбурга сменялся отрицательным.

В следующей серии опытов характер зависимости фотосинтеза от концентрации кислорода исследовался на большем наборе видов. Поскольку из опытов с различной экспозицией следовало, что степень проявления

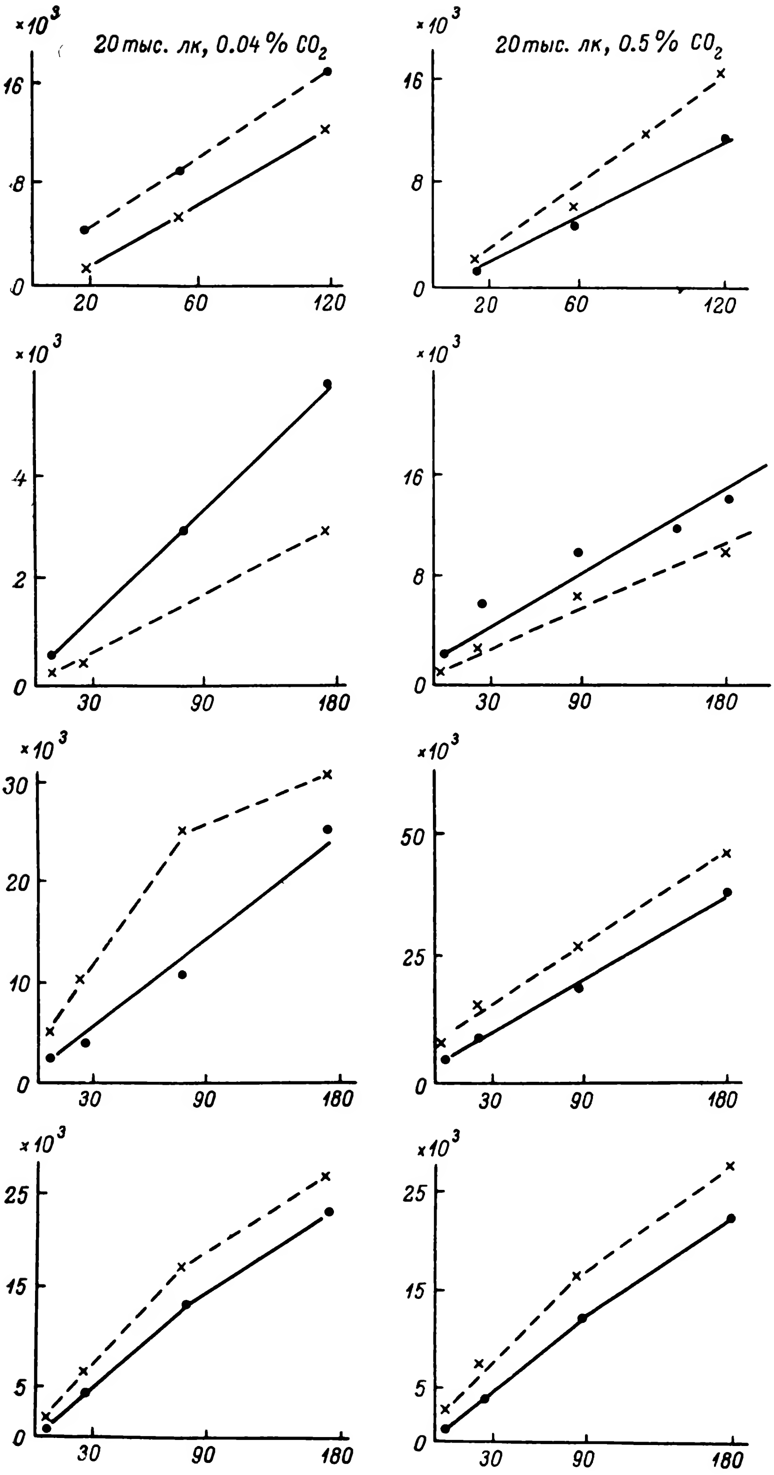


Рис. 1. Влияние кислорода на фиксацию $C^{14}O_2$ при различных экспозициях.

По оси абсцисс — время в секундах; *по оси ординат* — радиоактивность материала в имп/мин. *1 — Smirnowia turkestana*; *2 — Aristida karelinii*; *3 — Chenopodium murale*; *4 — Atriplex dimorphostegia*. *Сплошная линия* — фиксация $C^{14}O_2$ в атмосфере с 21% O_2; *прерывистая линия* — в атмосфере с 1% O_2.

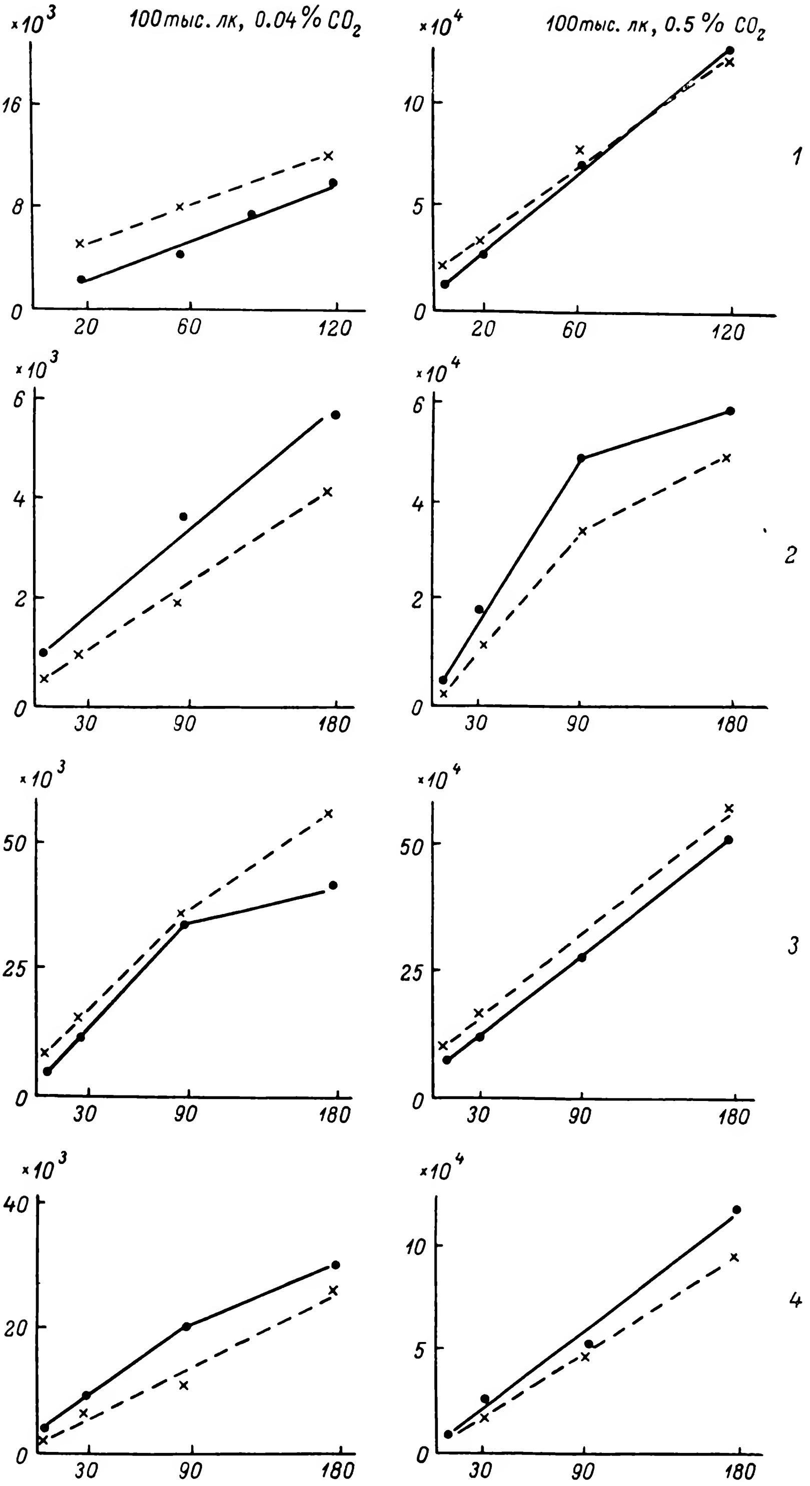


Рис. 1 (*продолжение*).

реакции на кислород не зависит от времени пребывания листьев в атмосфере $C^{14}O_2$, в этой серии опытов мы остановились на экспозиции 60 секунд. По величине отношения скорости ассимиляции при 1% O_2 к скорости этого процесса при 21% все исследованные растения были разделены на 3 группы. В табл. 2 представлены средние данные, полученные для каждого вида не менее чем в пяти параллельных опытах. У 1-й группы

ТАБЛИЦА 2

Величина эффекта Варбурга в условиях разного содержания CO_2 и различной интенсивности света

(отклонение величины отношения интенсивности фотосинтеза при 1% O_2 в атмосфере к его интенсивности при 21% O_2 в атмосфере от 100%. За 100% принято отношение, равное 1)

Группа	Вид	Наличие специализированных клеток обкладок	Освещенность, тыс. лк			
			20		100	
			CO_2, %			
			0.04	0.5	0.04	0.5
1	*Chenopodium murale*	—	150	80	20	20
	Lipskyella annua	—	80	10	30	—
	Smirnowia turkestana	—	50	20	30	0
	Heliotropium arguzioides	—	50	20	30	20
	Atriplex dimorphostegia	+	40	30	—30	—30
	Astragalus paucijugus	—	30	20	20	20
	Ammodendron conollyi	—	30	20	20	20
	Convolvulus korolkowii	—	30	20	30	10
	Senecio subdentatus	—	30	20	30	0
2	*Haloxylon aphyllum*	—	0	0	0	0
	H. persicum	—	0	0	0	0
	Salsola richteri	—	0	0	0	0
3	*Aristida karelinii*	+	—40	—30	—30	—20
	A. pennata	+	—30	—30	—30	—20
	Cynodon dactylon	+	—30	—30	—	—

растений скорость фотосинтеза при 1% O_2 больше скорости этого процесса при 21% O_2 (при 0.04% CO_2), что свидетельствует об ингибировании фотосинтеза кислородом. В эту группу входят типичные представители С-3 растений. Превышение фотосинтеза при 1% O_2 у этих растений составляет 30—80%. Максимальная величина была зарегистрирована у *Chenopodium murale* — 150%. Ко 2-й группе относятся виды из сем. *Chenopodiaceae*, такие как *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum* и *Salsola richteri*, у которых интенсивность фотосинтеза не изменяется при разной концентрации кислорода. Наконец, в наших опытах были обнаружены и такие растения (о чем упоминалось выше), у которых наблюдается стимулирующее действие кислорода на фотосинтез. При 1% O_2 в атмосфере фотосинтез оказывается на 20—30 (40)% ниже, чем при 21% O_2. Все они принадлежат к С-4 растениям.

Анализ приведенных данных показывает, что максимальные величины интенсивности фотосинтеза у всех исследованных нами С-3 растений при 1% O_2 по сравнению с фотосинтезом при 21% O_2 наблюдаются при слабом освещении (20 тыс. лк) и низкой концентрации CO_2 (0.04%). При повышении интенсивности света и концентрации CO_2 ингибирующее действие кислорода на фотосинтез снижается, но, как правило, не снимается совсем. Незначительное, но достоверное превышение скорости ассимиляции при 1% O_2 сохраняется у ряда видов даже в самых неблагоприятных условиях для проявления эффекта Варбурга — при освещенности 100 тыс. лк и 0.5% CO_2. Повышение концентрации CO_2 в листовой камере до 1% давало те же результаты. Детальные исследования показали, что у ряда растений, у которых был обнаружен стимулирующий эффект 21% O_2 на фотосинтез, он наблюдался либо при всех сочетаниях интенсивности света и концентраций CO_2 (*Aristida karelinii*, *A. pennata*, *Cynodon dactylon*), либо только при полном солнечном освещении (*Atriplex dimorphostegia*).

Обнаруженная в наших опытах возможность смены ингибирующего действия кислорода на его стимулирующий эффект в зависимости от интенсивности света побудила нас более подробно исследовать этот вопрос.

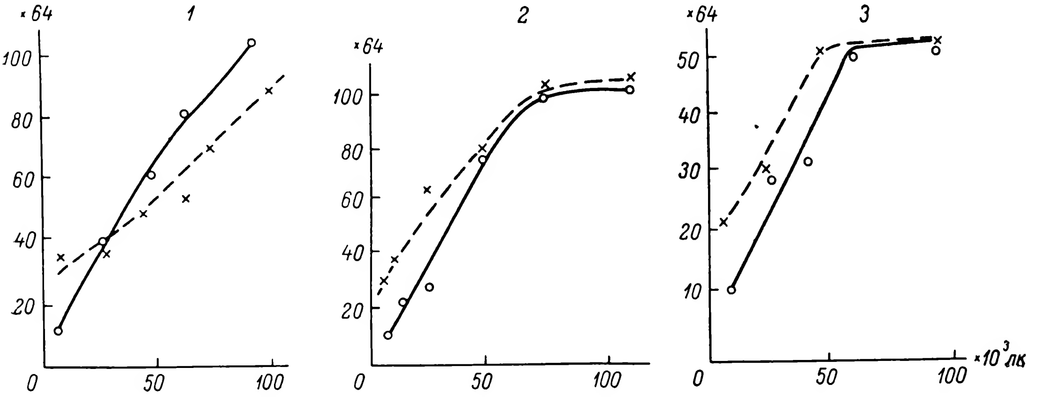


Рис. 2. Зависимость фотосинтеза от интенсивности света при 21 и 1% O_2 в атмосфере.

По оси абсцисс — интенсивность света, в тыс. лк; *по оси ординат* — радиоактивность материала в имп/мин. *1* — *Atriplex dimorphostegia*; *2* — *Chenopodium murale*; *3* — *Smirnowia turkestana*. *Сплошная линия* — фиксация $C^{14}O_2$ в атмосфере с 21% O_2; *прерывистая линия* — в атмосфере с 1% O_2.

Для этой цели были построены световые кривые фотосинтеза при 21 и 1% O_2 и 0.04% CO_2. Результаты этих опытов подтвердили данные, полученные ранее. Как видно на рис. 2, у *Atriplex dimorphostegia* (рис. 2, *1*) в условиях слабой освещенности (15—30 тыс. лк) фотосинтез действительно ингибируется кислородом, а при полном солнечном освещении наблюдается стимуляция этого процесса кислородом (происходит перекрест световых кривых). У *Chenopodium murale* (рис. 2, *2*) ингибирующий эффект кислорода на фотосинтез проявлялся во всем диапазоне исследованных интенсивностей света, однако при слабом освещении (15—30 тыс. лк) он выражен более резко, чем при высокой интенсивности света. У *Smirnowia turkestana* (рис. 2, *3*) эффект Варбурга проявляется вплоть до освещенности 60 тыс. лк, а при более высокой интенсивности света световые кривые, полученные для 21 и 1% O_2, сливаются, т. е. в этой области отсутствует зависимость внешнего газообмена от концентрации O_2. Поскольку экспозиция фотосинтеза в этих опытах составляла 60 секунд, не было оснований опасаться, что фотосинтез в области высоких интенсивностей света мог быть ограничен недостатком углекислоты или нарушением в водоснабжении.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование характера выделения $C^{14}O_2$ на свету показало, что независимо от принадлежности растений к С-3 или С-4 типу, при снижении концентрации кислорода с 21 до 1% у всех видов уменьшалось выделение $C^{14}O_2$. При этом наибольшие величины снижения выделения CO_2 были получены при слабой интенсивности света (20 тыс. лк). Следует отметить, что на свету и в темноте уменьшение выделения $C^{14}O_2$ было одного порядка. В исследовании Хью и Кроткова (Hew, Krotkov, 1968) различия в выделении CO_2 на свету и в темноте были обнаружены при концентрациях O_2, значительно более высоких — при 21 и 100%. Тот факт, что у всех исследованных нами растений независимо от особенностей их метаболизма и анатомического строения отмечалась однозначная реакция на снижение концентрации O_2, позволяет сделать следующие предположения: 1) на свету, помимо гликолевой кислоты, окисляются и другие соединения. Это подтверждается данными опытов в темноте, которые показывают, что степень проявления реакции на кислород в темноте такая же, как на свету; 2) выделение $C^{14}O_2$ на свету определяется не только окислением субстратов, но связано также с особенностями адсорбции газов в клетке; 3) зависимость фотодыхания от концентрации кислорода не может полностью объяснить суммарный количественный эффект действия кислорода на видимый фотосинтез.

Анализ зависимости фотосинтеза 15 видов растений от кислорода показывает, что около половины всех исследованных видов обнаруживает обычный эффект ингибирования фотосинтеза 21% O_2. Увеличение скорости ассимиляции при 1% O_2 по сравнению с 21% составляет, как правило, 30—50%, т. е. согласуется с литературными данными (см. сводную таблицу: Zelitch, 1971). Наибольшая величина эффекта Варбурга была найдена у *Chenopodium murale* — 150%. Исследование условий, при которых ингибирующее действие кислорода проявляется наиболее четко, показало, что максимальных значений эффект Варбурга достигает при слабой освещенности и низкой концентрации CO_2.

Нами была выявлена группа растений, у которых не отмечено различий в интенсивности фотосинтеза при 21 и 1% O_2. К ним относятся афильные виды из сем. *Chenopodiaceae* — *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, а также растения с редуцированными листьями — *Salsola richteri*. Эта группа растений представляет особый интерес. Все исследованные представители этой группы обнаруживают признаки суккулентности: величина pH у них колеблется в течение суток от 4.0—4.5 в ранние утренние часы до 5.8—6.1 в вечерние. Как уже указывалось выше, по метаболизму C^{14} эти растения примыкают к растениям с С-4 путем усвоения углекислоты при фотосинтезе: среди ранних продуктов метаболизма у них доминируют яблочная и аспарагиновая кислоты.

Нами была обнаружена и такая группа видов (относящихся по метаболизму и особенностям анатомического строения к С-4 растениям), у которых проявляется стимулирующее действие 21% O_2 (по сравнению с 1% O_2) на фотосинтез. Стимулирующее действие естественной концентрации O_2 отмечалось в литературе у С-3 растений — тополя и фасоли (Вийль и др., 1972) в условиях искусственного освещения при интенсивности света 20 мвт/см^2 и концентрации CO_2, равной 1%. Авторы связывают это явление с возможным дополнительным образованием АТФ в этих условиях в процессе псевдоциклического фотофосфорилирования. Наибольший интерес среди изученных нами растений, несомненно, представляет одно из С-4 растений — *Atriplex dimorphostegia*, у которого удалось наблюдать как ингибирующее действие кислорода на фотосинтез (при низкой интенсивности света и различной концентрации CO_2), так и его стимулирующий эффект (при высокой интенсивности света и также при различной концентрации CO_2). Насколько нам известно, для С-4 растений смена положительного эффекта Варбурга на «антиэффект» никем раньше не отмечалась. В табл. 3 мы объединили данные, касающиеся действия кислорода в различных концентрациях на фотосинтез и фотодыхание растений. Как видно из представленных данных, снижение содержания кислорода с 21 до 1% во всех случаях уменьшает выделение $C^{14}O_2$, т. е. фотодыхание. Однако снижение содержания кислорода на фотосинтез оказывает различное действие: ингибирует его, стимулирует или не оказывает влияния.

Мы попытались данные, полученные в наших опытах для С-3 и С-4 растений, проанализировать в сравнительном плане, как это сделал Бьоркман (Bjorkman, 1971б) в своей обзорной работе на примере видов *Atriplex* (представителей С-3 и С-4 растений). По его данным, максимальные различия по фотосинтезу между С-3 и С-4 растениями обнаруживаются при низких концентрациях CO_2, а при высоких концентрациях они сглаживаются. У пустынных растений, по данным В. Л. Вознесенского (1973) и нашим данным, различия в интенсивности фотосинтеза у С-3 и С-4 растений обнаруживаются при определении как видимого, так и истинного фотосинтеза при повышенной концентрации CO_2. Различия в интенсивности фотосинтеза при различной концентрации CO_2 наблюдаются независимо от реакции растений разных видов на концентрацию O_2.

В работе Бьоркмана указывается также, что вследствие малого эффекта действия кислорода на интенсивность фотосинтеза при низкой температуре различия в скорости ассимиляции между С-3 и С-4 видами в этих условиях стираются. Рассмотрение данных по температурной зависимости растений пустыни Каракумов (Вознесенский и др., 1970) привело нас к заключению, что в условиях измерения фотосинтеза при 10° величины интенсивности видимого фотосинтеза у разных видов более сближены, чем у тех же видов при 30°. Нам представляется, однако, что низкая температура сама по себе лимитирует фотосинтез и действие ее на растения проявляется самостоятельно вне связи с влиянием кислорода, а в соответствии с действием ограничивающих фотосинтез факторов.

ТАБЛИЦА 3

Зависимость фотосинтеза и фотодыхания от содержания кислорода

Вид	Фотосинтез	Фотодыхание
	при переходе от 21 к 1% O_2 в среде	
Smirnowia turkestana	Увеличивается	Уменьшается
Astragalus paucijugus	»	»
Senecio subdentatus	»	»
Haloxylon aphyllum	Не изменяется	»
Aristida karelinii	Уменьшается	»
Cynodon dactylon	»	»

Данные, полученные при изучении зависимости фотосинтеза основных эдификаторов жаркой песчаной пустыни Юго-Восточных Каракумов от концентрации кислорода, приводят нас к следующему выводу: представление (нашедшее отражение в литературе) об отсутствии реакции на кислород у растений, приспособленных к обитанию в условиях высокой температуры и недостатка влаги, не всегда подтверждается. Из обследованных нами видов к типичным представителям С-4 растений из местной флоры могли быть отнесены только *Aristida karelinii*, *A. pennata*, *Atriplex dimorphostegia*, а из заносных растений — *Cynodon dactylon*. Таким образом, в пустынях, как и в других ботанико-географических зонах, произрастают растения, различающиеся как по анатомо-морфологическому строению и газообмену, так и по особенностям метаболизма углерода.

Проведенное исследование дает основание сделать заключение, что между фотосинтезом и фотодыханием нет такой жесткой зависимости, которая предусматривается сторонниками фотодыхания. Величины выделяющейся CO_2 в наших опытах оказались незначительными и не могут объяснить суммарный эффект действия кислорода на видимый фотосинтез. Это подтверждают данные по ингибирующему действию кислорода. Мы придерживаемся мнения, что кислород влияет на сам механизм фотосинтеза, что следует из опытов по ингибирующему действию кислорода при коротких экспозициях (порядка трех секунд). При этих экспозициях метка в гликолате еще не обнаруживается. Пока еще трудно ответить на вопрос о механизме действия кислорода на фотосинтез, тем более что место действия кислорода, по-видимому, не ограничивается одной реакцией. Дальнейшие исследования особенностей метаболизма C^{14} у растений с различной реакцией на кислород в условиях, когда его ингибирующее действие сменяется стимулирующим, видимо, поможет подойти к пониманию механизма зависимости газообмена на свету от концентрации кислорода.

ЛИТЕРАТУРА

Вийль Ю. А., А. Лайск, В. Оя, Т. Пярник. (1972). Стимулирующее действие кислорода на фотосинтез. ДАН СССР, 204, 5 : 1269—1271. — Вознесенский В. Л. (1973). Средняя наблюдаемая интенсивность фотосинтеза растений Юго-Восточных Каракумов. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО. Киев : 115—117. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский, О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Вознесенский В. Л., Р. М. Рейнус, О. В. Заленский. (1970). Влияние температуры на фотосинтез пустынных растений в Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 5 : 21—29. — Воскресенская Н. П., Ю. А. Вийль, Г. С. Гришина, Г. П. Пярник. (1971). Распределение меченого углерода в продуктах фотосинтеза листьев фасоли на красном и синем свету при различном содержании в среде кислорода. Физиол. раст., 3 : 448—494. — Вярк Э., О. Кээрберг, Х. Кээрберг, Т. Пярник. (1970). Исследование гликолатного пути ассимиляции углерода в листьях фасоли. Изв. АН ЭстССР, Биология, 19, 1 : 3—16. — Гедемов Т. (1973). Пути первичной фиксации CO_2 у растений Юго-Восточных Каракумов. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО, Киев : 119—121. — Гиббс М. (1972). Гликолат и ингибирование фотосинтеза кислородом. В сб.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М. — Глаголева Т. А., Р. М. Рейнус, Т. Г. Гедемов, А. Т. Мокроносов, О. В. Заленский. (1971). Выделение углекислоты на свету и проблема фотодыхания пустынных растений. Бот. ж., 57, 9 : 1097—1107. — Глаголева Т. А., Р. М. Рейнус, А. Т. Мокроносов, О. В. Заленский. (1973). К вопросу о влиянии кислорода на газообмен пустынных растений на свету. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО. Киев : 121—122. — Михельсон О. А. (1955). Флористический состав Репетекского заповедника. Тр. Репетекск. песчано-пустын. станции, III : 176—189. — Флора СССР. (1934—1964). I—XXX. — Andrews T. Y., G. H. Lorimer, N. E. Tolbert. (1973). Ribulosediphosphate oxygenase. I. Synthesis of phosphoglycolate by fraction-1-protein of leaves. Biochemistry, 12, 1 : 11—18. — Atkins C. A., D. T. Canvin. (1971). Photosynthesis and CO_2 evolution by leaf disks: gas exchange, extraction and ion-exchange fractionation of C^{14} labelled photosynthetic products. Canad. J. Bot., 49, 7 : 1225—1234. — Berry J. A. (1971). Annual Report, Carnegie Inst. Wash., 70 : 526—530. — Bjorkman O. (1971a). Interaction between the effects of oxygen and CO_2 concentration on quantum yield and light saturated rate of photosynthesis in leaves. Annual Report, Carnegie Inst., Wash., 70 : 520—526. — Bjorkman O. (1971б). Comparative photosynthetic CO_2 exchange in higher plants. In: Photosynthesis and photorespiration. N. Y. : 18—32. — Bjorkman O., R. W. Pearcy, A. T. Harrison, H. Mooney. (1974). Photosynthetic adaptation to high temperatures: a field study in Death Valley, California, Science, 175, 4023 : 786—789. — Blackman F. F. (1905). Optima and limiting factors. Ann. Bot., 19, 74 : 281—296. — Bowes G., W. Z. Ogren, K. H. Hageman. (1971). Phosphoglycolate production catalized by ribulose diphosphate carboxylase. Biochem. Biophys. Research Commun., 45, 3 : 716—722. — Bulley N. R., E. B. Tregunna. (1970). Photosynthesis and photorespiration rates at the CO_2 compensation point. Canad. J. Bot., 48, 6 : 1971—1976. — Coombs J., C. P. Whittingham. (1966). The effect of high partial pressures of oxygen on photosynthesis in *Chlorella*. Phytochemistry, 5 : 643—657. — D'Aoust A. L., D. T. Canvin. (1973). Effect of oxygen concentration on the rates of photosynthesis and photorespiration of some higher plants. Canad. J. Bot., 51, 2 : 457—464. — Fock H., D. T. Canvin, B. R. Grant. (1971). Effect of oxygen and carbon dioxide on photosynthetic O_2 evolution and CO_2 uptake in sunflover and *Chlorella*. Photosynthetica, 5 (4) : 389—394. — Fock H., H. Schaub, W. Helgenberg, K. Egle. (1969). Über den Einfluss niedriger und höher O_2-Partialdrücke auf den Sauerstoff- und Kohlendioxidumsatz von *Amaranthus* und *Phaseolus* während der Lichtphase. Planta, 86, 1 : 77—83. — Forrester M., G. Krotkov, C. D. Nelson. (1966). Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. II. Corn and other monocotyledons. Plant Physiol., 41, 3 : 428—531. — Gauhl E., O. Bjorkman. (1971). Simultaneous measurements on the effect of oxygen concentration on water vapor and carbon dioxide exchange in leaves. Planta, 88, 1 : 187—191. — Gibbs M. (1970). The inhibition of photosynthesis by oxygen. Amer. Scientist, 58 : 634—640. — Heichel G. H. (1972). Postillumination respiration of maize in relation to oxygen concentration and glycolic acid metabolism. Plant Physiol., 49, 4 : 490—496. — Hew C. S., G. Krotkov. (1968). Effect of oxygen on the rates of CO_2 evolution in light and darkness by photosynthesizing and nonphotosynthesizing leaves. Plant Physiol., 43, 3 : 464—466. — Hough R. A., R. G. Wetzel. (1972). A C^{14}-assay for photorespiration in aquatic plants. Plant Physiol., 49, 6 : 987—990. — Jackson W. A., R. J. Volk. (1969). Oxygen uptake by illuminated maize leaves. Nature, 222, 5190 : 269—271. — Jolliffe P. A., E. B. Tregunna. (1968). Effect of temperature, CO_2 concentration and light intensity on oxygen inhibition of photosynthesis in wheat leaves. Plant Physiol., 43, 6 : 902—906. — Osmond C. B., O. Bjorkman. (1972). Simultaneous measurements of oxygen effects on net photosynthesis and glycolate metabolism in C_3 and C_4 species of *Atriplex*. Annual Report, Carnegie Inst. Wash., 70, 1 : 41—48. — Poskuta J., T. Barankiewicz, R. Antoszewski. (1971). Gaseous exchange rates of strowberry plants as influenced by irradiance and oxygen concentration. Photosynthetica, 5 (4) : 395—398. — Volk R. J., W. A. Jackson. (1972). Photorespiratory phenomena in maize, oxygen uptake, isotope discrimination and carbon dioxide efflux. Plant Physiol., 49, 2 : 218—223. — Wynn T., H. Brown, W. H. Campbell, C. C. Black. (1973). Dark realise of $^{14}CO_2$ from higher plants leaves. Plant. Physiol., 52, 4 : 288—291. — Zelitch J. (1971). Photosynthesis, photorespiration and plant productivity. N. Y. & London : 1—339.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Уральский государственный университет,
г. Свердловск.

Получено 12 VIII 1974.

SUMMARY

Carbon dioxide exchange at 1% and 21% of oxygen was studied in 15 plant species. Photorespiration evaluated by the output of $C^{14}O_2$ after 3 minutes of photosynthesis in $C^{14}O_2$ atmosphere, as a rule, did not exceed 5% of photosynthetic rate. All species have been classified on the basis of oxygen effect on their photosynthesis. The inhibitory effect of oxygen at short time exposures (3—180 seconds) has been shown in C-3 group of plants, while in succulent plants no changes were observed. In C-4 plants oxygen increased photosynthesis. The oxygen effect was dependent on illumination intensity: in C-4-plant — *Atriplex dimorphostegia* O_2 stimulated $C^{14}O_2$ uptake at 10^3 lx and inhibited it at $20 \cdot 10^3$ lx.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.02 : 581.9 : 912

О. М. Дёмина, Л. Х. Янгалычева

СПОСОБЫ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОЙ СЪЕМКИ ПРИ СОСТАВЛЕНИИ ДЕТАЛЬНЫХ ПЛАНОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

O. M. DEMINA, L. KH. YANGALYCHEVA. METHODS OF INSTRUMENTAL SURVEY IN MAKING DETAILED MAPS OF VEGETATION.

Описаны три способа инструментального крупномасштабного картирования растительности ключевых участков: 1) с помощью двухзеркального эккера, 2) с помощью линейки с двумя иголочками на концах и шнура и 3) с помощью линейки и шнура. В основе второго способа лежит принцип мензульной съемки, в основе третьего — принцип пантографирования. Последние два способа значительно точнее по сравнению с пикетажной съемкой и съемкой с помощью эккера, а также менее трудоемки.

При изучении растительного покрова часто приходится проводить детальную съемку растительности на небольших участках. Особенно необходимы материалы таких крупномасштабных съемок при исследовании горизонтальной структуры растительного покрова.

В руководствах по геоботаническому картографированию описаны в основном два вида крупномасштабной съемки — глазомерный и инструментальный (Краткое руководство. . . , 1952; Грибова, Исаченко, 1972); при этом отмечается, что последний способ можно использовать лишь при наличии в геоботаническом отряде топографа или нивелировщика.

При глазомерной съемке ключевых участков наиболее широко применяется пикетажный способ: картируемый участок разбивается колышками (пикетами) на сеть мелких прямоугольных площадок, или трансект, внутри которых и ведется глазомерное картирование растительности. Расстояние между пикетами зависит от масштабов съемки и сложности растительного покрова. При большой пестроте последнего участок приходится разбивать на очень мелкие площадки. Так, при картировании растительных комплексов Прикаспийской низменности (Демина, 1960), пикеты ставились на расстоянии 5 м; на 1/4 га их требовалось более 100 штук.

Такой способ съемки очень трудоемок, так как много времени отнимает разбивка участка и заготовка колышков, быстро приходящих в негодность, особенно на плотных почвах. Кроме того, пикетажная съемка не дает желаемой точности, поскольку границы ассоциаций наносятся на планы глазомерно. Поэтому при картировании комплексов Северного Прикаспия нами использовались в основном инструментальные способы (Демина, 1959). С этой целью вначале был применен простейший геодезический прибор — двухзеркальный эккер, с помощью которого обычно отмечаются прямые углы на местности. Этот прибор и работа с ним очень просты и описаны во многих геодезических руководствах (см., например, Орлов, 1949). При съемке геоботаник с эккером обходит границы ассоциаций, устанавливая в местах их изгиба рейку. Помощник геоботаника замеряет расстояние под прямым углом (определяемым по эккеру) от рейки до двух перпендикулярных базисных (внешних) линий участка. Таким образом, местоположение каждой точки определяется на плане по двум замерам, результаты которых записываются; затем по записям вычерчивается план участка.

Съемка с помощью эккера более чем вдвое сокращает время по сравнению с пикетажной, однако и этот способ отнимает много времени и очень утомителен, поскольку планы вычерчиваются на основе записей, а фиксируемые точки на границах ассоциаций определяются по двум замерам.

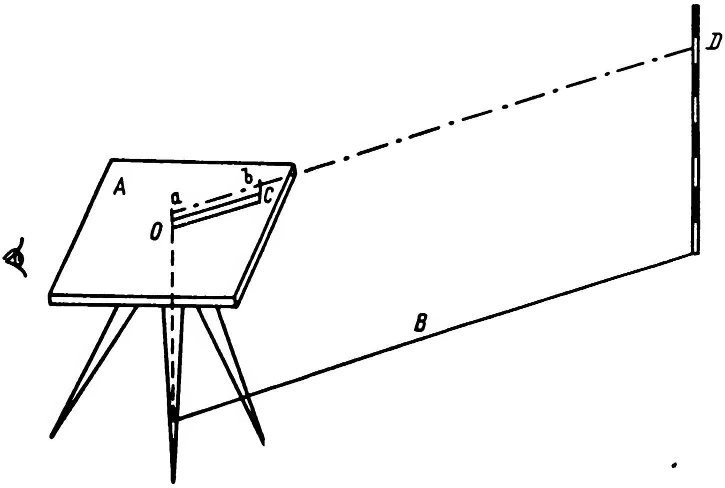


Рис. 1. Схема прибора для крупномасштабного картирования растительности.

A — столик для черчения плана; *O* — точка на местности и на плане; *C* — алидадная линейка с двумя иголочками (*a*, *b*); *B* — шнур; *D* — вешка.

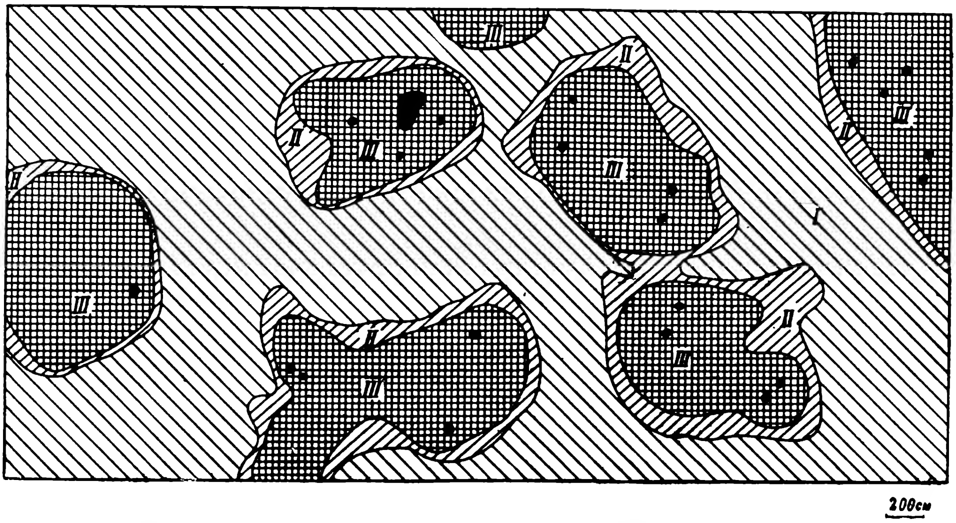


Рис. 2. План ключевого участка комплексной растительнсти.

Ассоциации: *I* — чернополынная; *II* — ромашниково-типчаковая; *III* — разнотравно-ковыльная с кустами спиреи (черные пятна).

Поэтому картирование комплексов проводилось в основном с помощью другого прибора (Орлов, 1949), схема которого изображена на рис. 1. Прибор легко монтируется в полевых условиях. В основе его использования лежит принцип мензульной съемки; при этом визирование производится алидадной линейкой (*C*) с двумя иголочками на концах (*a*, *b*), а измерение линий на местности — шнуром (*B*). Шнур предварительно размечается на метры и дециметры.

При съемке геоботаник постепенно переставляет рейку (*D*) по границе каждого контура и называет расстояние от центра участка (одновременно и плана) до рейки по шнуру. Помощник геоботаника наносит фиксируемые точки на план, определяя их положение (направление и расстояние в соответствующем масштабе) по линейке. План участка вычерчивается сразу же

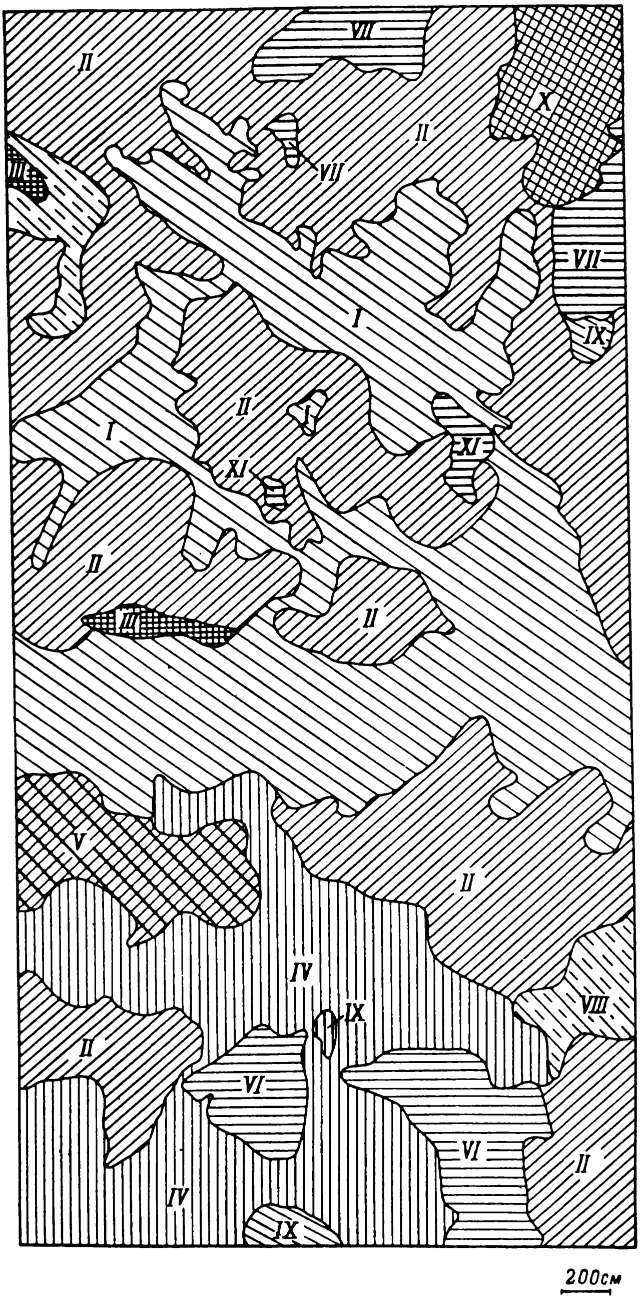


Рис. 3. План ключевого участка мозаичной растительности.

Ассоциации: *I* — разнотравно-тростниковая; *II* — бескильницево-тростниковая; *III* — тростниковая; *IV* — ячменево-тростниковая; *V* — тростниково-разнотравная; *VI* — ячменево-тростниковая; *VII* — тростниково-бескильницевая; *VIII* — вейниково-бескильницевая; *IX* — пырейная; *X* — вейниково-пырейная; *XI* — разнотравная.

по ходу съемки, без предварительной записи измерений; не требует данный способ также предварительной разбивки участка.

На небольших участках возможно использовать еще более быстрый и простой способ съемки. В основе его лежит принцип пантографирования. При съемке необходимы столик для черчения плана, линейка и шнур, размеченный на метры и дециметры. Один конец линейки и шнура закрепляется в центре плана, являющемся одновременно и центром картируемого участка. Вся линейка прикрепляется к шнуру и свободно передвигается вместе со шнуром вокруг центра. Другой конец шнура геоботаник держит в руке, постепенно обходя все границы ассоциаций; останавливаясь в местах изгиба границ, он называет расстояние (по шнуру) от центра участка до точки на границе ассоциаций. Помощник геоботаника наносит фиксируемые точки на план, определяя их положение по линейке. План участка, так же как и во втором способе, вычерчивается сразу же без предварительной записи измерений; не требуется и предварительной разбивки участка.

Из всех рассмотренных способов крупномасштабной съемки последний, названный нами способом «двух радиусов», наименее трудоемок. При его использовании времени затрачивается примерно в 4 раза меньше по сравнению со съемкой эккером и в 2 раза по сравнению со вторым способом, основанным на принципе мензульной съемки. Поэтому нами используется при изучении структуры растительного покрова в основном способ «двух радиусов».

На рис. 2 приведен план участка (размером 25×50 м) комплексного растительного покрова. Картирование его последним способом (в масштабе 1 : 200) заняло около трех часов, картирование более сложного по структуре мозаичного луга (рис. 3) заняло весь рабочий день. Однако данный способ можно применять лишь на небольших участках — не более одного гектара, в то время как первые два способа приемлемы при съемках больших площадей — размером в несколько гектаров.

ЛИТЕРАТУРА

Грибова С. А., Т. И. Исаченко. (1972). Картирование растительности в съемочных масштабах. Полевая геоботаника, IV. — Демина О. М. (1959). Растительный покров и кормовые ресурсы Камыш-Самарского бассейна Прикаспийской низменности. Диссерт. Центральный архив АН КазССР. Алма-Ата. — Демина О. М. (1960). Растительные комплексы Камыш-Самарского бассейна Прикаспийской низменности. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 8. — Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР. (1952). Под ред. В. Н. Сукачева, Е. М. Лавренко, И. В. Ларина. — Орлов П. М. (1949). Земледелие (геодезия).

Институт ботаники АН КазССР,
г. Алма-Ата.

Получено 15 IV 1974.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582 : 582.998

С. Ю. Липшиц

КРИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР НОВОЙ СЕКЦИИ *CINCTA* LIPSCHITZ РОДА *SAUSSUREA* DC. (*COMPOSITAE*)

S. LIPSCHITZ. REVISIO CRITICA SECTIONIS NOVAE *CINCTA* LIPSCHITZ GENERIS *SAUSSUREA* DC. (*COMPOSITAE*)

S. YU. LIPSCHITZ. CRITICAL REVIEW OF THE NEW SECTION *CINCTA* LIPSCHITZ OF THE GENUS *SAUSSUREA* DC. (*COMPOSITAE*)

SECTIONUM SUBGENERIS ERIOCORYNE (DC.) HOOK. F. CLAVIS DIAGNOSTICA

1. Herbae acaules vel subcaules. Folia rosulata, integerrima vel pinnatisecta, petiolata aut epetiolata et tunc ad basin dilatata, hic praecipue purpureo-colorata. Calathidia aut numerosissima aut pauciora in centro rosulae sessilia. (Ut videtur ad anthesin folia rosulata foliis supremis bracteiformibus succedanea). Achenia apice coronulata, coronula brevissima 1—1.5 mm lg. scariosa. . . . . Sect. *Pseudoeriocoryne* Lipschitz

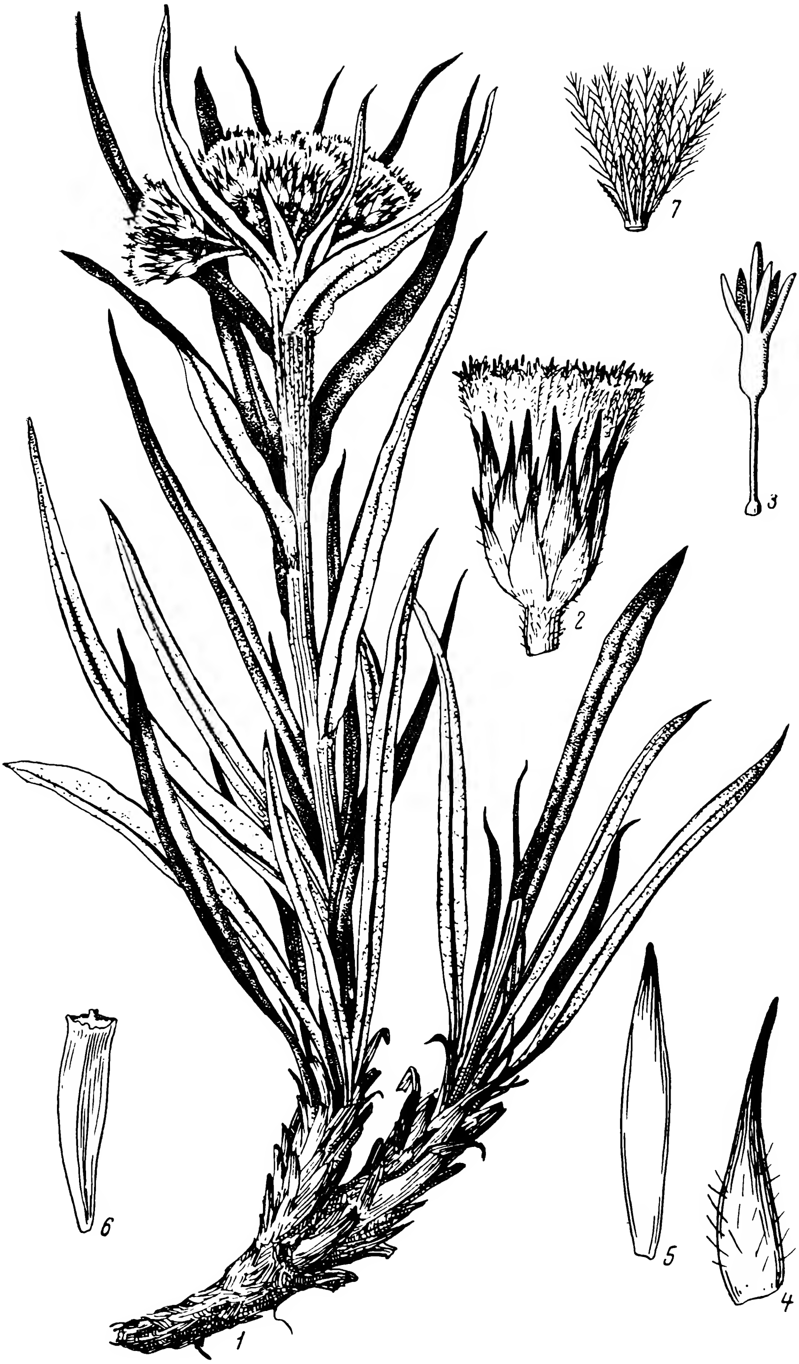
— Herbae caulescentes vel subacaules. Caules simplices. Folia caulina et radicalia ad basin non colorata. Calathidia sessilia vel subsessilia, ad caulis apicem dense congesta. Achenia apice disco duriusculo et styli basi instructa 2

2. Caules nani ca. 10 cm alti, vulgo minores. Calathidia inflorescentiam generalem nunc in folia suprema bracteiformia densissime lanata inclusam, nunc e foliis supremis semiexsertam formantia. Herbae plerumque dense lanatae . . . . Sect. *Eriocoryne*

— Caules elatiores (15) 20—80 cm alti. Calathidia inflorescentiam generalem congestam vel vix diffusam foliis supremis herbaceis illam superantibus stellatim dispositis cinctam formantia . . . . . Sect. *Cincta* Lipschitz

Sectio **Cincta** Lipschitz, sect. nov. Radicis vel rhizomatis collum foliorum rudimentis dense obtectum. Caules subfistulosi apice tumidi, elati, 20—80 cm alti, vulgo dense foliosi. Folia nunc discoloria supra viridia aut in sicco atro-viridia glabra, subtus sericeo-villosa vel lanata, nunc concoloria, utrinque viridia, glabra vel glabriuscula. Folia suprema herbacea ad inflorescentiam generalem congestam vel vix diffusam appropinquata stellatim disposita et illam cingentia et superantia. Calathidia plus minusve numerosa sessilia vel brevipedunculata ad caulis apicem vulgo densissime congesta, inflorescentiam generalem formantia. Involucri phylla ovata vel ovato-lanceolata apice acuta erecta vel subreflexa, extima interioribus subduplo breviora. Receptaculum paleaceum. Antherarum caudae lanatae. Pappus fulvidus vel rubro-fuscus biserialis setis exterioribus brevibus scabridis deciduis, interioribus plumosis persistentibus.

Sectionis typus: *Saussurea delavayi* Franch.



Saussurea delavayi Franch.

1 — habitus; *2* — calathidium; *3* — flos; *4* — involucri phyllum exterius; *5* — involucri phyllum interius; *6* — achenium; *7* — pappus.

SECTIONIS *CINCTA* LIPSCH. SPECIERUM CLAVIS DIAGNOSTICA

1. Folia utrinque concoloria viridia glabra vel glabriuscula. 2

— Folia discoloria supra viridia aut atro-viridia, glabra vel pubescentia, subtus sericeo-villosa vel lanata 4

2. Caespitosa, rhizomate crasso ramoso ad collum residuis foliorum anni praecedentis brunneis densissime obtecto. Caulis ca 15 cm alt. fistulosus apice valde tumidus. Folia tenuissima, inferiora anguste oblonga, 6—10 cm lg., 0.5—1 cm lt., caulina minora. Calathidia parva, sessilia densissime congesta inflorescentiam generalem terminalem formantia foliis supremis stellatim cincta . . . .4. *S. fistulosa* Anthony

— Caules singuli elatiores 40—80 cm alti, apice vix tumidi. Folia rigidiora inferiora lanceolata vel linearia ad 20—40 cm lg., 1—2 cm lt., caulina minora. Calathidia majora nunc sessilia congesta, nunc brevipedunculata et tunc patula, inflorescentiam generalem terminalem formantia, foliis supremis paucioribus cincta 3

3. Folia inferiora latiora ca. 2 cm lt. Calathidia sessilia dense congesta inflorescentiam generalem formantia foliis supremis bracteiformibus latioribus cincta . . . . 5. *S. uliginosa* Hand.-Mazz.

— Folia inferiora angustiora ca. 1 cm lata. Calathidia brevipedunculata, patula inflorescentiam generalem vix diffusam formantia foliis supremis bracteiformibus angustioribus cincta. . . . . 5a. *S. uliginosa* var. *vittifolia* (Anthony) Hand.-Mazz.

4. Folia supra viridia vel atro-viridia glabra, subtus appresse tomentosa vel appresse lanata, inferiora angustiora 0.4—1 cm lt. Caulis 20—25 cm alt., 3—4 mm in diam. Involucri phylla glabriuscula apice subreflexa . . . . .1. *S. delavayi* Franch.

— Folia utrinque pubescentia plus minusve tomentella vel lanata. Involucri phylla pilosa vel hirsuta. 5

5. Caulis ca. 20—25 cm alt., ca. 5 mm in diam. longe sericeo-villosus. Folia angustiora ca. 1 cm lata, longissime acuminata, supra atro-viridia nitida, superiora praecipue sericeo-villosa, subtus dense sericeo-villosa et (praeter infima) albo-tomentella. Involucri phylla flavida longe subulato-acuminata, albo-hirsuta. . . . . 2. *S. hirsuta* (Anthony) Hand.-Mazz.

— Caulis ca. 50 cm alt., crassior, 8—10 mm in diam. Folia latiora, 1.5—2 cm lata, apice sensim attenuata acuta, supra viridia laxe albo-lanata, subtus dense et longe lanata. Involucri phylla atro-purpurea albo-pilosa, pilis mollissimis. . . . . 3. *S. atrata* W. E. Evans.

CONSPECTUS SPECIERUM

1. *Saussurea delavayi* Franchet, 1888, Journ. Bot. Paris 2, 20: 355; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4: 320.

Syntypi: «In monte Tsang-chan, supra Tali, alt. 4000 m, 3 VIII 1884, №№ 691 et 996, Delavay» (P!, photo № 996 LE!). Topotypi: ibid. «30 VIII 1889, №№ 3948, 4049, Delavay» (P!, photo LE!).

Area geographica: China (Yunnan).

2. *Saussurea hirsuta* (Anthony) Handel-Mazzetti, 1937, Notizbl. Bot. Garten Berlin 13: 649. — *S. delavayi* Franchet f. *hirsuta* Anthony, 1934, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 18: 205; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4: 320.

Typus: «China. Yunnan. Lotueshan, mountains of Labako, west of the Yangtze bend at Shiku, 1923, № 9522, J. F. Rock.» (E!, photo LE!).

Area geographica: China (Yunnan).

Species dubia est. Ut videtur *S. hirsuta* planta tantum juvenilis villosa *S. delavayi* Franch. verae est ut cl. Anthony rite censet.

3. *Saussurea atrata* W. E. Evans, 1921, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 13 : 180; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4: 316.

Typus: «Upper Burma — Chimili Pass, 12000 ft., 30 VII 1919, № 1135, R. Farrer.» (E!, photo LE!).

Area geographica: Burma.

4. *Saussurea fistulosa* Anthony, 1934, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 18: 206; Handel-Mazzetti, 1937, Notizbl. Bot. Garten Berlin 13 : 657; Lipschitz, 1966, Novit. System. Plant. Vascular. 1966: 229; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4: 324.

Typus: «Yunnan, Mekong-Salvin divide, 14000 ft., IX 1926, № 20709, G. Forrest.» (E!, photo LE!).

Area geographica: China (Yunnan).

5. *Saussurea uliginosa* Handel-Mazzetti, 1925, Anzeig. Akad. Wiss. Wien 62: 16; ejusd., 1936, Symb. Sin. 7, 4 : 1154, Taf. 18, Abb. 11; ejusd., 1937, Notizbl. Bot. Garten Berlin 13 : 649; Hu, 1968, Quart. Journ. Taiwan Mus. 21, 1—2 : 20. — *S. dumetorum* Anthony, 1934, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 18 : 206; Hu, 1967, Quart. Journ. Taiwan Mus. 20, 3—4 : 322.

Typus *S. uliginosae* Hand.-Mazz.: «Yunnan bor.-occid. Inter pagum Dschungdien («Chungtien») et vicum Djitsung, in jugo Nguka-la, 4125 m, 24 VIII 1915, № 7753, Handel-Mazzetti.» (W!, photo LE!).

Typus *S. dumetorum* Anthony: «Yunnan, Goo-du Shan, 11000 ft., VII 1921, № 20549, G. Forrest.» (E!, photo LE!).

Area geographica: China (Yunnan).

5a. *Saussurea uliginosa* var. *vittifolia* (Anthony) Handel-Mazzetti, 1937, Notizbl. Bot. Garten Berlin 13 : 649. — *S. vittifolia* Anthony, 1934, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 18 : 215; Hu, 1968, Quart. Journ. Taiwan Mus. 21, 1—2 : 22.

Typus: «China, Yunnan, Mountains of the Chungtien plateau, 10000 ft, VII 1913, № 10603, G. Forrest.» (E!, photo LE!).

Area geographica: China (Yunnan).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 10 II 1975.

УДК 582 : 582.683.2 (517)

В. П. Бочанцев

НОВЫЕ КРЕСТОЦВЕТНЫЕ ИЗ МОНГОЛИИ

V. P. BOTSCHANTZEV. THE NEW *CRUCIFERAE* FROM MONGOLIA

Arabis mongolica Botsch. sp. nov. — Herba perennis ad 35 cm alta. Folia radicalia numerosa ad 12 cm longa, 2.2 cm lata, longe petiolata lanceolata, apice rotundata, integerrima vel dentibus paucis sat magnis obtusis praedita, interdum lyrata, pilis parvis tenuibus ramosis, ad petiolum praeterea pilis majoribus simplicibus et furcatis dense obsita; caulina ad 7 cm longa et 7 mm lata, lanceolata, plerumque integerrima, apice rotundata, secus petiolum longum anguste alata, basi auriculis haud magnis donata, pilis parvis tenuibus ramosis dense obtecta. Caules floriferi simplices vel interdum ramosi, pro more unifoliati, pilis parvis tenuibus ramosis sat dense vestiti. Inflorescentia racemosa. Pedicelli oblique sursum directi, 1.5 cm longi, 0.4 mm crassi, pilis parvis tenuibus ramosis tecti. Sepala reflexa, 2.7—3.2 mm longa, 1.2—1.5 mm lata, ovata, pilis parvis tenuibus ramosis vestita. Petala alba, 6—7.5 mm longa, 2.5—3.5 mm lata, late obo-

vata, apice sinu lata haud profundo praedita, longe unguiculata. Antherae 0.8 mm longae. Siliquae oblique sursum directae, glabrae lineares rectae tetragonae, ad 7 cm longae, 1 mm latae, stylo tenui (1—1.2 mm longo), stigmate obtuso. Semina brunnea uniseriata, 2.3 mm longa, 0.6 mm lata. Embryo notorrhizus.

Typus: Mongolia Centralis, pars Gobica montium Altaj, mons Bain Tzagan, in fissuris rupium, 4 VIII 1931, n° 3805, fr. N. P. Ikonnikov-Galitzky et V. A. Ikonnikova-Galitzka (LE).

Ab *A. rupicola* Kryl. foliis caulinis petiolatis, floribus majoribus, siliquis longioribus necnon stylo longiore differt.

Torularia grubovii Botsch. sp. nov. — Planta biennis caulibus rectis vel ascendentibus ad 15 cm altis. Folia radicalia numerosa, ad 3.5 cm longa, 6 mm lata, petiolata, lanceolata, dentibus paucis obtusis praedita, apice rotundata, pilis sat magnis simplicibus et furcatis longe stipitatis patentibus obtecta, necnon pilis minoribus subsessilibus bicuspidatis ramis deorsum reflexis, superficiem folii attingentibus vestita; caulina radicalibus conformia 0.8—2.5 cm longa, 1.5—3 mm lata, pilis subsessilibus bicuspidatis appressis tecta. Caules floriferi foliosi, simplices vel ramosi, pilis subsessilibus bicuspidatis adpressis vestiti. Inflorescentia racemosa. Pedicelli oblique sursum directi, ad 3 mm longi, 0.5 mm crassi, pilis appressis subsessilibus bicuspidatis tecti. Sepala reflexa, 2 mm longa, ovata, pilis appressis subsessilibus bicuspidatis sparse obsita. Petala 3 mm longa, 1.1 mm lata, obovata, unguiculata. Siliquae oblique sursum directae, ad 2.5 cm longae, 1.2 mm latae, teretes, lineares, rectae, tuberculatae, stylo brevi (0.6 mm longo), stigmate obtuso, pilis appressis subsessilibus bicuspidatis tectae. Semina pallide brunnea, uniseriata, 1—1.1 mm longa, 0.6—0.7 mm lata. Embryo notorrhizus.

Typus: Respublica Popularis Mongoliae, lacus Chubsugul ab occidente adjacentia, depressio Darchat fl. Choton-Gol ad pedem austro-occidentalem montis Sula-Ula (30 km ad boreali-occidentem a pago Rinczin-Lchumbu), vallis inundata lata arenoso-glareosa, 8 VIII 1972, n° 749, fr. B. I. Grubov et alii (LE).

A. *T. humili* (C. A. Mey.) O. E. Schulz foliis rosulatis numerosis, pilis plerumque patentibus sat magnis simplicibus et furcatis longestipitatis obtectis differt.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 25 I 1975.

СООБЩЕНИЯ

УДК 0001.4 : 005 : 58

Ю. А. Лукс

О ЖЕЛАТЕЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ КАТЕГОРИИ КЛОН (CLONE) В НОМЕНКЛАТУРЕ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

YU. A. LUKS. ON THE DESIRABILITY OF DEVELOPMENT OF THE CATEGORY CLONE IN NOMENCLATURE OF CULTURAL PLANTS

Обсуждается целесообразность развития категории клон (clone), путем введения в «Международный кодекс номенклатуры культурных растений» новых категорий: «мери-клон (meri-clone)», «радио-клон (radio-clone)», «колхицин-клон (colchicin-clone)».

Хорошо известно, какое большое значение, особенно в последние два десятилетия, в СССР и в других странах придается международному урегулированию номенклатуры культурных растений. Стало крайне необходимо вполне единообразно и стандартно подходить к использованию в международной практике тех или иных названий и терминов применительно к культурным растениям, установить полное единство взглядов на содержание понятия «культивар (сорт)», на главные и дополнительные категории культиваров (сортов).

«Международный кодекс номенклатуры для культурных растений» 1961 года и «Международный кодекс номенклатуры культурных растений 1969 года (International code of nomenclature for cultivated plants, 1961 и International code of nomenclature of cultivated plants, 1969) признают законными целый ряд категорий культиваров (сортов). Главными категориями культиваров (сортов) названы четыре. Из них две категории имеют особые названия (особенно четко это было выражено в Кодексе 1961 года) — «клон (clone)» и «линия (line)», а две другие пока фигурируют без кратких обобщающих названий. Наряду с этим оба Кодекса (1961-го и 1969 годов издания) совершенно определенно оговаривают недопустимость часто встречающегося в практике селекционной работы использования терминов «раса», «форма» и других для обозначения измененных селекцией особей или совокупностей особей, производных от близких родительских сортов. Оба Кодекса обязывают рассматривать «такой продукт селекции» как самостоятельный культивар (если для этого, конечно, имеются достаточные основания) и рекомендуют сохранять в самом названии новых производных культиваров (сортов) указания на исходные родительские прототипы, сходство с которыми осталось.

В качестве одной из основных «дополнительных категорий» культиваров Кодексы называют «группы», представляющие собой «совокупности сходных культиваров». Также утверждается, что «дополнительные ботанические категории регулируются Ботаническим кодексом». Совершенно особо и подробно Кодексы рассматривают положение и наименование «культиваров гибридного происхождения» и «прививочных химер», предлагая для обозначения тех и других особые формулы.

При анализе утвержденных Кодексами понятий «культивара (сорта)», «главных» и «дополнительных» категорий культиваров (сортов), а также «культиваров гибридного происхождения» и «прививочных химер» можно заметить, что формулировка понятия «культивар (сорт)» дана в общем плане, а те или иные категории при необходимости дополняют ее, обеспечивая возможность лаконично и точно охарактеризовать все важнейшие особенности культивара (сорта). Международный кодекс номенклатуры для культурных растений 1961 года (русский перевод, изданный в 1964 г.) следующим образом формулирует понятие культивара (сорта): «Термин культивар (cultivar) сокращенно cv. обозначает совокупность культивируемых особей, которая отличается какими-либо признаками (морфологическими, физиологическими, цитологическими, химическими или другими), важными для сельского хозяйства, лесоводства или садоводства, и которая при воспроизведении (половом или бесполом) сохраняет свои отличительные особенности» (Статья 5). Международный кодекс номенклатуры культурных растений 1969 года (русский перевод, изданный в 1974 г.) формулировку этого важнейшего понятия дает в еще более общей форме, поскольку из нее удалены слова «. . . для сельского хозяйства, лесоводства или садоводства . . .»: «Международный термин культива́р (cultivar) обозначает совокупность культивируемых растений, которая явственно отличается какими-либо признаками (морфологическими, физиологическими, цитологическими, химическими или другими) и которая при воспроизведении (половом или бесполом) сохраняет свои отличительные признаки» (Статья 10).

Казалось бы, что указанные выше главные и дополнительные категории культиваров (сортов), а также гибриды и прививочные химеры вполне достаточны для обозначения всего разнообразия культиваров (сортов) или однопорядковых явлений, встречающихся у культурных растений, при строгом соблюдении и правильном толковании соответствующих положений Статей и Советов «Международного кодекса номенклатуры культурных растений» 1969 года (русский перевод, изданный в 1974 г.).

Однако в последние годы некоторые зарубежные цветоводческие торговые фирмы начали различать особую группу клоновых сортов (пока упоминаются только орхидеи и ремонтантные гвоздики), размножаемых посредством культивирования меристематических тканей в стерильных условиях. Голландские цветоводы (Каталоги фирмы Д. В. Лефебер и К°., 1969, 1970, 1971), рекламируя новые сорта-клоны ремонтантной гвоздики, стали подчеркивать, что таким способом полученные клоны не только свободны от вирусных заболеваний, но и отличаются совершенством проявления характерных сортовых признаков. Особенного названия для этих специальных клонов они, правда, еще не предлагают. В то же время, французские цветоводы — специалисты по размножению и культивированию орхидей — в своем торговом каталоге «Orchidées Plantes Exotiques. Marcel Lecoufle» (1966) уже используют особый термин «Meri-clones», который применяется ими для обозначения новых сортов-клонов орхидей, размножаемых методом культивирования меристематических тканей в стерильных условиях.

Руководствуясь указаниями Статьи 57-й «Международного кодекса номенклатуры культурных растений» 1969 года (русский перевод, изданный в 1974 г.), по-видимому, вполне логично и своевременно рекомендовать Международной комиссии по номенклатуре культурных растений Международного союза биологических наук дополнить перечень «главных категорий культиваров (сортов)» этой новой категорией; ее следует охарактеризовать следующим образом: «Мери-клон (meri-clone») — генетически однородная совокупность особей, полученная от единичной или сравнительно немногих особей исходного сорта-клона путем вегетативного размножения меристематических тканей в стерильных условиях».

Возможно, что в дальнейшем возникнет необходимость образования еще целого ряда новых категорий типа «радио-клон — radio-clone», «колхицин-клон — colchicin-clone» и других, с помощью которых будет возможно показать уже в самом наименовании категории способ получения данного нового культивара (сорта).

ЛИТЕРАТУРА

Лефебер Д. В. и К°. (1969). Цветочные луковицы, черенки гвоздики, семена цветов, овощей и технических культур. — Лефебер Д. В. и К°. (1970). Цветочные луковицы, черенки гвоздики, семена цветов и овощей.— Лефебер Д. В. и К°. (1971). Цветочные луковицы, черенки гвоздики, семена цветов и овощей.— Международный кодекс номенклатуры для культурных растений. (1964). (International code of nomenclature for cultivated plants. 1961. Utrecht — Netherlands). Перевод с англ. Я. И. Проханова. — Международный кодекс номенклатуры культурных растений. (1974). (International code of nomenclature of cultivated plants. 1969. Utrecht, Netherlands). Перевод с англ. О. М. Полетико. — Orchidées Plantes Exotiques. Marcel Lecoufle. (1966). Boissy-Saint-Léger, France.

Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

Получено 12 VIII 1974.

УДК 582.579.2 (479)

Б. Д. Гавриленко

КАВКАЗ КАК КРУПНЕЙШИЙ ЦЕНТР ФОРМООБРАЗОВАНИЯ ИРИСОВ ПОДСЕКЦИИ *ONCOCYCLUS*

B. D. GAVRILENKO. THE CAUCASUS AS THE LARGEST CENTRE OF FORM GENERATION OF IRISES FROM THE SUBSECTION *ONCOCYCLUS*

Кавказ является областью сосредоточения большого количества видов ирисов онкоциклов; материалы по изучению их ареалов, формовому разнообразию, эндемизму и генетическим связям дают возможность считать Кавказ центром формообразования в пределах данной группы ирисов и выявить современные очаги этого процесса. Ведущим фактором формообразования является гибридизация, особенно четко проявляющаяся в местах стыков ареалов двух и более видов. Выявление и изучение очагов формообразования может дать богатый материал для выяснения ряда вопросов филогении и формообразования, а также для селекционной и гибридизационной работы.

Кавказ, представляющий собой обширную горную область, многими исследователями (Вавилов, 1926; Синская, 1939; Гроссгейм, 1948; Жуковский, 1964, и др.) признан одним из важнейших центров происхождения целого ряда культурных и диких растений. Крупнейший исследователь центров формообразования растений Н. И. Вавилов (1926) считал, что горные области с расчлененным рельефом и разнообразием почвенно-климатических условий способствуют интенсивным процессам формообразования и, кроме того, они являются изоляторами, сберегающими формовое разнообразие. Он рассматривал Кавказ наряду с горным Туркменистаном, Афганистаном, Малой Азией и другими горными областями как крупнейший центр возникновения и формообразования многих диких и культурных растений.

П. М. Жуковский (1964) придает Закавказью большое значение в качестве очага эволюции культурных и диких растений «крупного самостоятельного значения». Он считает, что «разнообразие экологических условий здесь несоизмеримо больше, чем в Иране и даже в Средней Азии (без Гималаев)» (стр. 23). А. А. Гроссгейм (1948) также рассматривал Кавказ с его обширными горными системами как крупнейший очаг формообразования растений.

Нами осуществлено сравнительное морфологическое изучение кавказских видов ирисов, относимых в системе рода *Iris* L. (Родионенко, 1961) к подсекции *Oncocyclus* (Siemss.) Benth. так называемых онкоциклов. Ознакомление с их формовым разнообразием, а также ареалогические исследования позволили сделать заключение о большой формообразующей роли Кавказа для этой группы ирисов и выявить основные очаги их формообразования.

Сложная система хребтов Большого и Малого Кавказа с обширной зоной предгорий, многообразие почв и климатических условий, в том числе наличие разнообразных вариантов сухого субтропического климата, представляют исключительно благоприятную среду для произрастания ирисов-онкоциклов. Кавказская часть ареала этой группы ирисов представляет собой самую северную область их общего ареала, ограниченную с севера Главным Кавказским хребтом, на востоке Каспийским морем и на западе районами с более влажным климатом, неблагоприятным для их развития. Исследования последних лет приводят нас к мысли, что Главный Кавказский хребет отнюдь не является широтной границей, препятствующей проникновению ирисов-онкоциклов в более северные районы. Наличие хорошо сохранившейся популяции *Iris acutiloba* С. А. Mey. в Восточном Предкавказье севернее г. Махачкалы (об этой чрезвычайно интересной, но оставшейся неопубликованной ботанической находке Я. И. Проханова сообщил нам Г. И. Родионенко) и установленная нами возможность связи данных мест произрастания с кавказским ареалом этого растения по прибрежной полосе Каспийского моря в обход Главного Кавказского хребта свидетельствуют лишь о его барьерной роли. В своем продвижении на север виды онкоциклов, встречая непреодолимую естественную преграду, как бы оседали в полосе южных предгорий хребта, входили в соприкосновение друг с другом и в процессе интрогрессивной гибридизации обусловили возникновение видового и формового разнообразия. Предположительно можно говорить о гибридной природе некоторых кавказских видов, а один из них был искусственно синтезирован нами на экспериментальном участке (Гавриленко, 1956).

Все кавказские виды ирисов-онкоциклов мы подразделяем на три серии в зависимости от формы долей околоцветника: серия *Ibericae* — виды с широкими долями околоцветника; серия *Acutilobae* — виды с узкими долями; серия *Paradoxae* — виды с широкими внутренними и продолговатыми наружными долями околоцветника.

К серии широкодольных видов нами отнесены виды с округлыми или овальными долями околоцветника, распространенные на западе кавказского ареала, в области с повышенным количеством осадков и менее выраженной континентальностью; в эту группу входят *Iris iberica* Hoffm. — ирис грузинский; *I. elegantissima* Sosn. — и. изящнейший; *I. lycotis* Woronow — и. волчье ухо; *I. camillae* Grossh. — и. Камиллы.

К серии узкодольных ирисов отнесены виды с продолговатыми внутренними и наружными долями околоцветника, с более или менее острыми окончаниями: *Iris acutiloba* С. А. Mey. — ирис, остродольный; *I. ewbankiana* Foster — и. Эвбанка (=*I. lineolata* (Trautv.) Grossh.); *I. grossheimii* Woronow — и. Гроссгейма; *I. schelkownikowii* Fomin — и. Шелковникова. Все виды этой серии тяготеют к восточным областям Кавказа, характеризующимся засушливостью климата.

В третью серию видов, с широкими внутренними и продолговатыми наружными долями околоцветника, включены *Iris paradoxa* Stev. — ирис парадоксальный и *I. medwedewii* Fomin — и. Медведева.

Из ирисов третьей группы ирис парадоксальный, обладающий обширным ареалом, занимает как бы центральные области кавказского ареала, промежуточные между местами, занятыми видами первых двух серий, и тяготеет к южным районам, выходя за пределы Кавказа в Северный Иран, а ирис Медведева, с узколокальным участком его ареала в крайней юго-восточной части Кавказа, по-видимому, лишь северной частью своего обширного, в основном североиранского ареала, заходит на нашу территорию.

Из перечисленных видов эндемами Кавказа являются четыре вида: ирис грузинский, и. узкодольный, и. Шелковникова, и. Камиллы. По отношению к общему числу видов ирисов-онкоциклов, приведенных Дайксом (Dykes, 1913) в его обширной монографии, количество кавказских видов составляет половину. Если же сопоставить количество кавказских видов с количеством видов ирисов-онкоциклов, числящихся в ирисовом каталоге Веркмайстера (Werkmeister, 1967), то соотношение будет иное — 1 : 3.

Почти все кавказские виды ирисов-онкоциклов проявляют исключительно высокую изменчивость в размерах, форме и окраске долей околоцветника. В ботанической литературе имеется описание целого ряда четко выраженных форм и вариаций. Для ириса грузинского описана 1 вариация и 19 форм, для и. Камилллы — 2 вариации и 22 формы, и. изящнейшего — 8 форм, и. Шелковникова — 4 формы, и. остродольного — 5 форм, и. Эвбанка — 5 форм, и. вольче ухо — 2 вариации и 7 форм. Сосредоточение на Кавказе столь большого количества видов, в том числе ряда эндемичных, а также необычайное разнообразие форм в пределах отдельных видов указывают, что Кавказ является крупнейшим очагом формообразования данной группы ирисов. К такому же заключению пришел Дэвис (Daevis, 1946), считающий, что Северный Иран и Закавказье, где произрастают виды ирисов-онкоциклов с резкими морфологическими различиями (*Iris acutiloba*, *I. paradoxa*, *I. iberica*), являются областью возникновения данной группы ирисов.

При определении географического центра формообразования той или иной группы растений (в понимании Н. И. Вавилова), помимо данных исследований ареалов и формового разнообразия, необходимо выявление генетической близости между видами. Генетическая близость кавказских ирисов-онкоциклов подтверждается легкой скрещиваемостью между ними, независимо от морфологических различий; отдаленное межвидовое скрещивание дает плодовитое потомство. В экспериментах по межвидовому скрещиванию число положительных случаев скрещивания достигает 65—100%; число фертильных зерен пыльцы у межвидовых гибридов — 97—98%. Представляется несомненным, что основным фактором, обусловливающим видовое и формовое разнообразие изучаемых ирисов, является естественный гибридизационный процесс. Изучение этого процесса позволяет выделить местные очаги формообразования.

Ирисы-онкоциклы являются перекрестными опылителями. В природе опыление производится преимущественно дикими пчелами из родов Tetralonia, Eucera, Xylocopa и другими, которые одинаково охотно посещают различные виды ирисов, если они оказываются в пределах лёта опылителей. Иллюстрацией могут служить спонтанные гибриды, возникшие на коллекционных участках в Институте ботаники АН Грузинской ССР, описанные Д. И. Сосновским (*Iris koenigi* Sosn. и *I. sinistra* Sosn.), и в Институте ботаники АН Азербайджанской ССР, описанные А. А. Гроссгеймом (1944) под названием *I. tatianae* Grossh. и *I. brzegitskii* Grossh. Аналогичные гибриды были получены как нами, так и другими исследователями (Матвеев, 1947; Кахеладзе, 1955). Поэтому естественные местообитания на стыках ареалов должны привлекать особое внимание исследователей. Такие районы можно считать очагами формообразования или, применяя термин Н. И. Вавилова (1926), локусами формообразования.

Локусы или кратеры формообразования в трактовке Вавилова приурочены к чрезвычайно малым географическим пространствам, изучению которых он придавал большое значение; правильность его высказываний как нельзя лучше подтверждается изучением очагов формообразования ирисов-онкоциклов.

На Кавказе нами выявлено пять очагов (локусов) формообразования ирисов.

1. Кура-Иорский очаг. Южные предгорья водораздельного хребта Чобандаг. Здесь параллельно хребту простираются ареалы двух видов — ириса грузинского и и. Камиллы. Первый тяготеет к верхней терассе р. Куры и к склонам верхней части хребта, второй вид — к прибрежным склонам. Эти два вида входят в соприкосновение на всем протяжении их ареалов, образуя серию гибридов, из которых многие описаны как формы ириса Камиллы. К восточной части хребта подступает граница ареала ириса Эвбанка.

2. Нахичеванский очаг. Юго-восточная часть Нахичеванской АССР. Центральное место в данном очаге занимает ирис волчье

ухо. На западе его ареал входит в контакт с восточной границей ареала ириса изящнейшего, на востоке — с ирисом Эвбанка и на севере — с ирисом парадоксальным. Формовое разнообразие ириса волчье ухо, несомненно, вызвано гибридным влиянием его ближайших соседей. В пределах нахичеванского очага лежит относительно малый ареал ириса Гроссгейма; его полиморфизм также склоняет к мысли о гибридной его природе. И действительно, он был экспериментально синтезирован скрещиванием *I. ewbankiana* с *I. lycotis* (Гавриленко, 1956).

3. Зувандский очаг. Небольшая территория в районе с. Космальян, где в непосредственном соседстве произрастают два зувандских онкоцикла: *I. medwedewii* и *I. ewbankiana*. Отсюда описан естественный гибрид под названием *Iris zuvandicus* Grossh. (Гроссгейм, 1940). Дальнейшие исследования могут обнаружить еще целый ряд неизвестных нам гибридов.

4. Карабахский очаг. Очень сложная горная система, сильно расчлененные хребты с высокими вершинами, пересеченная глубокими ущельями, покрытая обширными лесными массивами. Это — природные препятствия, исключающие возможность сплошного распространения ирисов-онкоциклов. Ареалы видов здесь разорваны, местообитания часто разбросаны по удаленным друг от друга южным склонам в соседстве с лесными массивами. Все это затрудняет изучение онкоциклов в данном районе. Мы убеждены, что здесь имеется немало мелких очагов формообразования, ожидающих своего исследования. А пока определенные локусы хорошо выражены в районе сел Ехегнадзор и Джермук, где сближаются границы ареалов *I. lycotis* и *I. paradoxa* и в районе сел Шахбуз и Азизбеков, на стыке ареалов *I. lycotis* и *I. ewbankiana*.

5. Салохлинский очаг. Район с. Юхари Салохлы в западной части Азербайджана. Это наиболее значительный и интересный в ботаническом отношении очаг формообразования. Он лежит на стыке ареалов четырех кавказских ирисов-онкоциклов, в том числе трех наиболее обособленных морфологически видов среди всей этой группы. В целом это небольшой природный район, по своей геоморфологической и почвенно-климатической характеристике исключительно благоприятсвующий произрастанию здесь ирисов-онкоциклов. В настоящее время возможности произрастания ирисов в данном районе значительно сократились вследствие сельскохозяйственного освоения всех природных земель. Ирисы сохранились лишь по склонам холмов, по гребням, карнизам оврагов и балок, по так называемым «дурным землям». Несомненно, что в прошлом ирисы здесь занимали обширные пространства. Современная картина их распространения представляется осколком крупного очага в прошлом, о котором можно судить по восстановленному растительному покрову в некоторых огражденных местах и большому удельному весу в нем ирисов-онкоциклов. Указания на аналогичное влияние сельскохозяйственного использования территорий на сокращение местообитаний ирисов-онкоциклов мы находим в трудах многих исследователей, в частности в работе Веркмайстера (Werkmeister, 1962—1963).

В период массового цветения ирисов-онкоциклов в Салохлинском очаге можно наблюдать бесконечное разнообразие форм с необычайно высокими или недоразвитыми цветоносами, часто встречающейся двухцветковостью и т. п. Все это, несомненно, указывает на гибридную природу изучаемых растений данного района и мощные гибридизационные процессы, захватывающие массу особей. В хаотическом, на первый взгляд, наборе форм при внимательном изучении их можно подметить определенные закономерности.

В первую очередь выявляется центр очага; в нем нет в «чистом виде» тех четырех ирисов, которые образуют очаг. Среди массы особей обнаруживаются самые неожиданные формы по окраске и строению цветка и всего растения. Впечатление хаоса не случайно и вызывается тем, что каждая форма индивидуальна и неповторима. По направлению от центра очага в сторону ареала какого-либо из четырех видов, примыкающих к очагу, признаки этого вида все более преобладают, формовое разнообразие быстро затухает.

На основании изучения формового разнообразия ирисов в Салохлинском очаге и материалов искусственной гибридизации возникает возможность составить перечень признаков, позволяющих определить для каждого из гибридов степень участия в его возникновении того или иного вида ирисов-онкоциклов.

При изучении какого-либо из кавказских видов ирисов-онкоциклов на протяжении всего его ареала можно наблюдать как мутационную, так и экотипическую изменчивость. Мутагенно возникшими мы считаем все отклонения от типичной формы, наблюдаемые в популяциях, не подверженных гибридному влиянию других видов. Большей частью эти отклонения незначительны, они заключаются в изменениях общей формы долей околоцветника, в колебаниях их окраски, в особенностях структуры жилок и т. д. Мутирование охватывает многочисленные особи в популяциях и бывает выражено в столь сильной степени, что даже при тщательном рассмотрении бывает трудно найти несколько особей, которые имели бы одинаковую морфологическую структуру. Массовое и многократное переопыление не дает возможности установить первичный характер мутантов, между крайними мутагенными и типичными формами всегда обнаруживаются всевозможные переходы.

Экотипическая изменчивость выражена слабее мутагенной и проявляется главным образом в размерах растений, в изменении окраски долей околоцветника и частично в форме вегетативных органов. Например, по направлению с запада на восток в популяциях ириса грузинского начинают преобладать формы с фиолетовой окраской внутренних долей околоцветника и высоким цветоносом. Крайние из таких форм распространены лишь в восточной части ареала и описаны в литературе под названиями *Iris iberica* var. *robusta* Sosn. и *I. iberica* var. *violacea* Grossh.

Выводы

1. Кавказ является областью большого видового и формового разнообразия ирисов-онкоциклов, из которых некоторые эндемичны. На Кавказе произрастает наибольшее количество ирисов из группы узкодольных видов и виды, наиболее разобщенные морфологически.

2. Формообразовательные процессы протекают по всему кавказскому ареалу ирисов-онкоциклов, но наиболее интенсивные процессы проявляются на определенных ограниченных территориях, принимаемых нами за главнейшие очаги формообразования. Таких очагов на Кавказе выявлено пять. Наиболее значительный из них по территории и размаху варьирования ирисов — Салохлинский очаг.

3. Ведущим фактором формообразования является естественная гибридизация, особенно четко проявляющаяся в местах контакта ареалов двух и более видов.

4. В популяциях, находящихся вне пределов гибридных влияний, формообразовательные процессы обусловлены мутагенной и экотипической изменчивостью.

5. Выявление очагов формообразования и изучение каждого из них может дать богатый материал для выяснения целого ряда более общих вопросов филогении и формообразования, а также для селекционной и гибридизационной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1926). Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 16, 2. — Гавриленко Б. Д. (1956). К изучению естественной гибридизации у видов рода *Iris* L. из секции *Oncocyclus* Baker в Закавказье. Заметки по сист. и геогр. раст. Инст. бот. АН ГрузССР, 19. — Гроссгейм А. А. (1940). Флора Кавказа, II. — Гроссгейм А. А. (1944). Новые виды цветковых растений из Закавказья. Изв. Азерб. ФАН СССР, 10. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. — Кахеладзе Н. А. (1955). Новые гибридные формы ириса. Вестн. Тбилисск. бот. сада АН ГрузССР, 62. — Матвеев Г. Н. (1947). К вопросу о происхождении *Iris koenigi* Sosn. Сообщ. АН ГрузССР, VIII, 8. — Родионенко Г. И. (1961). Род ирис *Iris* L. — Синская Е. Н. (1939). Что такое центр видообразования в свете учения Дарвина. Природа, 11. — Сосновский Д. И. (1938). Флористические заметки. Тр. Тбилисск. бот. инст. АН ГрузССР, II. — Сосновский Д. И. (1938). Некоторые новинки Кавказской флоры. Сообщ. АН ГрузССР, II, 7. — Daevis P. (1946). *Oncoyclcus* irises in the Levant. Roy. Hortic. Soc., 71. — Dykes W. R. (1913). The genus *Iris*. — Werkmeister P. (1962—1963). Die Tell Jaffna-auranitica's. Jahrbuch, Deutsche Iris- und Liliengesellschaft. — Werkmeister P. (1967). Catalogus Iridis.

Институт ботаники
Академии наук Грузинской ССР,
Тбилиси.

Получено 4 IX 1972.

УДК 581.9 (517.3)

В. И. Грубов

ПЯТОЕ ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ ФЛОРЫ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ[1]

V. I. GRUBOV. THE FIFTH SUPPLEMENT TO THE LIST OF FLORA OF MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

Данным сообщением мы продолжаем публикацию[2] видов, ранее неизвестных для территории Монгольской Народной Республики. Эти виды выявлены в результате обработки гербарных коллекций, собранных различными отрядами совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции за 1970—1973 годы и отчасти разными исследователями в предшествующие годы. Автор с благодарностью отмечает участие в идентификации растений сотрудников Гербария Ботанического института АН СССР В. М. Виноградовой и Р. В. Камелина, что оговорено в каждом конкретном случае.

1. *Allium galanthum* Kar. et Kir. 1842. Bull. Soc. Nat., Moscou, XV : 508 (2 VII 1842).

Джунг. Гоби: сниженный хребет Ошигийн-Ула, по осыпям, 18 VII 1947, А. Юнатов. Определил Р. В. Камелин. Казахстанский (джунгаро-туранский) петрофильно-степной вид.

2. *Lilium potaninii* Vrishcz, 1968. Бот. ж., 53 : 1472. Вост. Монг.: Дариганга, сопка Дзун-Нарт, юго-зап. склон, в зарослях кустарников под уступом скал, 10 VIII 1970, В. Грубов, Н. Улзийхутаг, Г. Цэрэнбалжид. — Восточноазиатский (северокитайский) лесо-луговой вид.

3. *Orchis latifolia* L. Монг.-Даур., вост.: Хорин-Гол, левый приток Дучи гола (Дашибалбар сомон), в кустарниково-осоковой пойме, 13 VIII 1963, Б. Дашням. Хангай, сев.-зап.: хр. Хан-Хухей, рч. Хангельцик, 24 VI 1924; Шадрин-Гол, правый приток р. Тэс, на заливном берегу, 24 VII 1924, М. Нейбург. — Евросибирский болотно-луговой вид.

4. *Kochia iranica* Litv. Джунг. Гоби: в 15 км к вост. от центра Алтай сомона, по окраине родника на солончаковатой почве, 21 VIII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская. — Казахстанско-переднеазиатский пустынный вид.

5. *Pulsatilla tenuiloba* (Turcz.) Juz. Хэнтэй: курорт Сонгино (окр. Улан-Батора), разнотравно-полынная степь (по склону долины), 19 VII 1974, В. С. Синицкий. — Даурский степной вид.

---

[1] Из работ совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

[2] См. «Ботанический журнал», т. 56, 1971 г., вып. 11, стр. 1641—1643; т. 57, 1972, вып. 12, стр. 1591—1594; т. 59, 1974, г., вып. 2, стр. 280—282.

6. *Rosa beggeriana* Schrenk. Джунг. Гоби: восточная оконечность гор Ихэ-Алаг-Ула (в 70 км к зап.-сев.-зап. от центра Алтай сомона), по влажным трещинам скал в ущелье, 25 VIII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская. — Переднеазиатско-казахстанский горно-степной вид.

7. *Zygophyllum gobicum* Maxim. 1889, Enumeratio plantarum Mongolia. 1 : 125, tab. XIV. Заалт. Гоби (в 30 км к сев. от родника Шара-Хулусуин-Булак), на склонах сопок, сложенных сланцами и кварцитами, 26 VII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская.—Гобийский пустынный эндемичный вид. До сих пор был известен только из китайской части Гоби.

8. *Zygophyllum macropterum* C. A. Mey. Джунг. Гоби: горы Ихэ-Алаг-Ула в 90 км к сев.-зап. от центра Алтай сомона, на скалах, 25 VIII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская. — Казахстанский пустынный вид.

9. *Bupleurum densiflorum* Rupr. Монг. Алтай: Гичигэнийн-Нуру, сев. макросклон (в 40 км к вост.-сев.-вост. от центра Цогт сомона), 3100 м, в трещинах скал и в петрофитно-криофитном сообществе, 12 VIII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская. Определила В. М. Виноградова. — Джунгарский высокогорный вид.

10. *Cenolophium fischeri* (Spreng.) Koch. Хангай, зап.: Шургийн-Гол (в 30 км ниже центра Алдар-Хан сомона), 1510 м, пойма, 5 VIII 1973, Р. Кашапов, Б. Миркин и др. Определила В. Виноградова. — Евросибирский луговой вид.

11. *Ferula dissecta* Ledeb. Монг. Алтай: Бурхан-Будай-Ула, сев. макросклон, 1900 м, по бортам сайров, 10 VI 1973, Д. Банзрагч и С. Мунхбаяр. Хангай: хр. Хан-Хухей в 5 км к сев. от центра Хиргис сомона, выше границы леса под скалами, 15 VII 1973, Д. Банзрагч, З. Карамышева и др. Котл. Озер: подгорная равнина южного шлейфа хр. Хан-Хухей, в логу, 18 VII 1973, Д. Банзрагч, З. Карамышева и др. Заалт. Гоби: Атас-Ула, сев. макросклон, 2450 м, в логу, 24 VII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская. Определил Р. Камелин. — Восточноказахстанский (джунгарский) горно-пустынно-степной вид.

12. *Ferula dshaudshamyr* Korov. Джунг. Гоби: хр. Сэртэнг-Ула (в 20 км от центра Алтай сомона), 1600 м, склон горы, 2 VII 1973, Н. Голубкова и У. Цогт; в 90 км к сев.-зап. от центра Алтай сомона, сев. часть гор Ихэ-Алаг-Ула, полынно-ковыльковые сообщества на мелкоземистом склоне, 25 VIII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская; хр. Халдзан-Нуру, в ущелье, 27 VIII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская. Определила В. Виноградова. — Казахстанский пустынный вид.

13. *Ferula soongarica* Pall. Монг. Алтай (сев. макросклон): ущ. Ботхон-Гола, на склоне в лощинке, 18 VII 1898, Е. Клеменц. Котл. Озер: сев. шлейф хребта Хан-Хухей у кол. Ламын-Худук, типцово-полынная степь, 24 VII 1945, А. Юнатов. — Казахстанский степной вид. До сих пор считался эндемом СССР.

14. *Craniospermum canescens* DC. Гоби-Алтай: Ихэ-Богдо-Ула, сев. макросклон, ущ. Улясты, 2 VII 1972, Д. Банзрагч и др. Монг. Алтай: хр. Гичигэнийн-Нуру в 40 км к сев.-сев.-вост. от центра Цогт сомона, в трещинах скал, 12 VIII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская; Бурхан-Будай-Ула, VIII 1973, Д. Банзрагч и С. Мунхбаяр. Определил Р. Камелин. — Монгольский горно-степной вид. Был впервые описан из Чуйской степи и считался эндемом Алтая.

15. *Artemisia sublessingiana* (Kell.) Krasch. Джунг. Гоби: сев. часть гор Ихэ-Алаг-Ула в 90 км к сев.-зап. от центра Алтай сомона, полынно-ковыльковые сообщества на увлажненных участках под скалами, 25 VIII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская. Заалт. Гоби: Атас-Ула, южный макросклон, по окраине сайра, 24 VII 1973, Е. Исаченко и Е. Рачковская. — Казахстанский пустынно-степной вид.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 3 XII 1974.

УДК 581.9.65+581.9 (575.11) : 631.525

Л. Е. Маркова

ПОВЕДЕНИЕ ЭФЕМЕРОВ УЗБЕКИСТАНА И АЛЖИРА В УСЛОВИЯХ ПРИТАШКЕНТСКИХ ПРЕДГОРИЙ (АДЫРОВ)

L. E. MARKOVA. PERFORMANCE OF EPHEMERALS FROM UZBEKISTAN AND ALGERIA IN CONDITIONS OF ELEVATIONS NEAR TASHKENT (ADYRS)

Опыт культуры 24 алжирских и 15 среднеазиатских видов эфемеров и ареалогический анализ показали, что эти виды, обитая в границах Области Древнего Средиземья, обладают рядом общих признаков, таких как озимость, способность к зимней вегетации, ритм развития. Это позволяет говорить об их формировании в сходных экологических условиях.

Материалом исследования послужила коллекция семян эфемеров, собранных В. П. Бочанцевым и Л. Е. Родиным [1] в Алжире в 1965—1968 гг. и автором статьи в Узбекистане в те же годы (семена затем были использованы для выращивания растений в г. Ташкенте).

Ареалы большинства испытанных видов находятся в границах Сахаро-Гобийской флористической Области Древнего Средиземья (Лавренко, 1962), но иногда встречаются и в сопредельных областях. Алжир расположен у южной границы этой области, здесь, на Высоких Плато к югу от южных предгорий Телль-Атласа, простирающихся до северных цепей Сахарского Атласа, в западной части департамента Медеа были собраны семена эфемеров.

Средняя Азия расположена близко к северной границе Сахаро-Гобийской области. Семена эфемеров были собраны в Узбекистане на подгорной равнине вдоль хребта Нуратау.

Некоторые виды из числа собранных в Алжире распространены и в Средней Азии, у других, произрастающих только в Алжире, в Средней Азии имеются близкородственные виды, произрастающие только на ее территории.

Целью наших экспериментов было получение материала для сравнения особенностей поведения растений, выращенных в одинаковых условиях, из семян видов, собранных в крайних точках их ареалов.

Подобное исследование необходимо для понимания условий происхождения и формирования эфемеров, тем более что большинство ученых связывает их возникновение с Областью Древнего Средиземья (Попов, 1925; Культиасов, 1937; Невский, 1937; Коровин, 1961, 1962; Тахтаджян, 1970, и др.).

По данным, приводимым Вальтером и Литом (Walter, Lieth, 1960), Бочанцевым (Бочанцев и др., 1970), в районе предгорий Телль-Атласа выпадает в среднем около 300 мм осадков в год (от 167 мм на юге и до 622 мм на севере), причем их максимум приходится на осенне-весенний период, а минимум — на летний, т. е. климат этого района аридный субтропический (рис. 1). Как видно из климадиаграмм (рис. 1), для районов сбора семян в Алжире и Узбекистане характерны общие черты в распределении по месяцам атмосферных осадков и среднемесячных температур. Однако в Алжире осадков выпадает несколько больше, чем в Узбекистане, а среднемесячные температуры зимних месяцев выше, летних же месяцев ниже. Таким образом, период засухи в Узбекистане более длительный, чем в Алжире.

По данным Л. Е. Родина (Бочанцев и др., 1970), большинство исследованных видов характерно почти для половины ассоциаций (50 из 90), отмеченных в предгорьях и на равнинах Высоких Плато. При сравнении районов распространения и мест обитания этих ассоциаций с аналогичными в пределах Узбекистана, легко можно заметить общую закономерность их приуроченности к определенным участкам. Ассоциации с участием эфемеров в пределах Узбекистана также приурочены в основном к подгорным равнинам и предгорьям (адырам), расположенным вдоль хребтов Памира-Алая и Тянь-Шаня (Закиров, 1939; Проскоряков, 1950; Коровин, 1961, 1962; Гранитов, 1970; Бурыгин, Маркова, 1970 и др.).

---

[1] Приношу благодарность В. П. Бочанцеву и Л. Е. Родину за коллекцию семян, использованных в моих исследованиях.

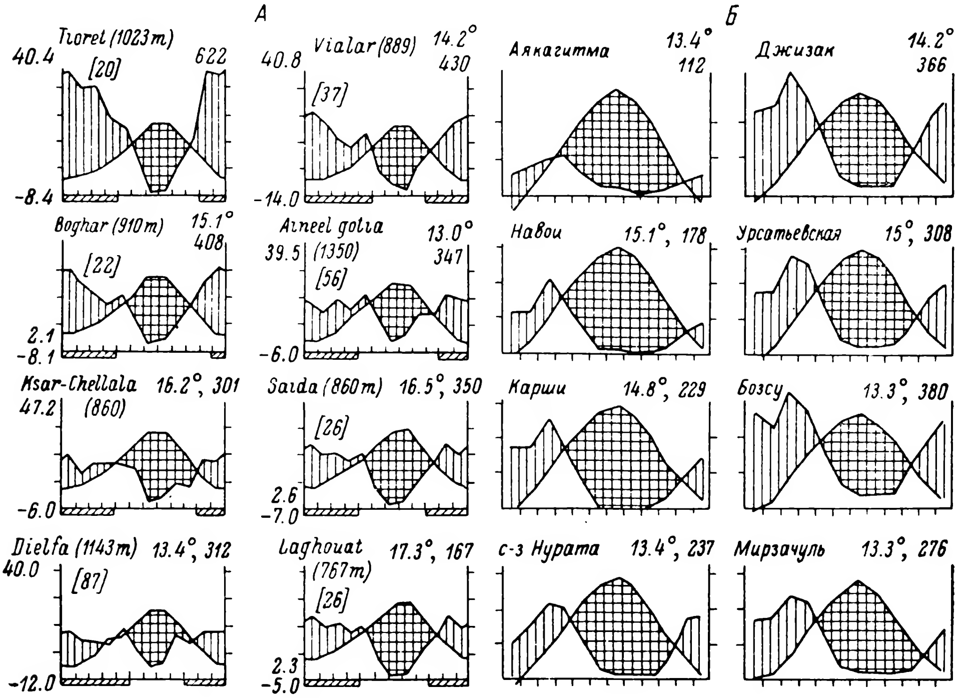


Рис. 1. Климадиаграммы метеорологических станций.

А — станции, расположенные в районе сбора семян изучаемых растений в Алжире (цит. по Бочанцеву и др., 1970); *Б* — станции, расположенные в районе сбора семян в Узбекистане.

Эдификатором ассоциаций типа эфемеровой растительности в Алжире и Узбекистане обычно является мятлик *Poa bulbosa* L.

Интересно, что в популяциях мятлика в северной части Алжира очень часто встречаются растения, соцветия которых вместо луковичек продуцируют семена. Этот факт может быть объяснен значительным количеством выпадающих здесь атмосферных осадков (до 600 мм).

Подтверждением высказанной мысли может явиться и то, что в Узбекистане, в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая, на высоте 600—2500 м над ур. м. (Пазий, 1962), где выпадает до 500—700 мм осадков, также найдены экземпляры мятлика луковичного, несущие в колосках семена. Вероятно, наличие экземпляров, продуцирующих только луковички в условиях пустынь и предгорий Узбекистана (здесь выпадает минимальное количество осадков, порядка 200 мм в год), свидетельствует о большой приспособленности этих растений к экстремальным условиям.

На подгорных равнинах и в предгорьях Узбекистана в годы с обильными зимне-весенними осадками в популяциях мятлика луковичного появляются особи, продуцирующие семена. Подобное явление было отмечено, в частности, нами весной 1972 г. в предгорьях Чаткальского хребта в пределах Ферганской котловины, когда количество выпавших осадков вдвое превысило среднюю многолетнюю норму.

Семена алжирских растений (24 вида) высевались на экспериментальном богарном участке Института ботаники АН Узбекской ССР в г. Ташкенте: в 1969 г. — 11 IX, в 1970 г. — 9 XI и в 1971 г. — 15 IV. Параллельно в те же сроки и на тех же участках высевались семена 15 этих же или близких видов, которые были собраны в различных полупустынных и пустынных районах Узбекистана.

Сроки наступления фенологических фаз у эфемеров на богарном участке Института ботаники Академии наук Узбекской ССР в г. Ташкенте

Вид	Биологическая природа вида	Место и дата сбора семян	Сроки посева	Сроки наступления фенофаз							
				проростки	кущение	выход в трубку (бутонизация)	колошение	цветение	плодоношение	созревание семян на главном побеге	созревание семян на боковых побегах
Группа А											
Eremopyrum orientale (L.) Jaub. et Spach	Озимая	Алжир, 27 V 1968	11 IX 1969	24 IX 1969	11 III 1970	2 IV	21 IV	27 IV	11 V	27 V	10 VII
			9 X 1970	1 XII 1970	21 III 1971	14 IV	27 IV	4 V	12 V	27 V	10 VII
			15 IV 1971	21 IV 1971	5 VII 1971	17 VI — отмирание растений в фазе кущения					
То же	»	Узбекистан, 25 IV 1968	11 IX 1969	24 IX 1969	11 III 1970	2 IV	21 IV	27 V	11 V	27 V	10 VII
			9 X 1970	1 XII 1970	21 III 1971	14 IV	27 IV	14 V	22 V	11 VI	10 VII
			15 IV 1971	21 IV 1971	5 V 1971	10 VII — отмирание растений в фазе кущения					
Hordeum leporinum Link	»	Алжир, 27 V 1968	11 IX 1969	42 IX 1969	3 III 1970	2 IV	11 IV	25 IV	7 V	21 V	11 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970	12 III 1971	4 IV	17 IV	23 IV	5 V	17 V	7 VI
			15 IV 1971	21 IV 1971	5 V 1971	10 VII — отмирание растений в фазе кущения					
» »	»	Узбекистан, 16 V 1968	11 IX 1969	24 IX 1969	3 III 1970	2 IV	11 IV	25 IV	7 V	21 V	17 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970	12 III 1971	4 IV	17 IV	23 IV	5 V	17 V	15 IV
			15 IV 1971	21 IV 1971	5 V 1971	10 VI — отмирание растений в фазе кущения					
Ceratocephalus falcatus (L.) Pers.	»	Узбекистан, 4 V 1968	11 IV 1969	23 XI 1969		2 III 1970		9 III	14 IV	12 V	25 V
			9 XI 1970	1 XII 1970		27 II 1971		2 III	11 IV	14 V	28 V
			15 IV 1971	23 IV 1971		14 VI — отмирание растений в вегетативном состоянии					
То же	»	Алжир, 27 V 1968	11 IX 1969	23 XI 1969		2 III 1970		9 III	14 IV	12 V	25 V
			9 XI 1970	1 XII 1970		27 II 1971		2 III	11 IV	14 V	28 V
			15 IV 1971	23 IV 1971		2 VI — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Silene conica L.	Тяготеющая к яровым *	Алжир, 2 V 1968	11 IX 1969	13 XI 1969		25 III 1970		4 IV	15 IV	10 V	
			9 XI 1970	1 XII 1970		2 IV 1971		8 IV	21 IV	14 V	
			15 IV 1971	20 IV 1971		5 V		11 V	21 V	2 VI	
» »	Озимая	Узбекистан, 11 V 1968	11 IX 1969	13 XI 1969		27 III 1970		7 IV	17 IV	14 V	
			9 XI 1970	1 XII 1970		6 IV 1971		10 IV	24 IV	20 V	
			15 IV 1971	20 IV 1971		17 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Spergularia diandra (Guss.) Heldr. et Sart.	Яровая	Алжир, 11 VI 1968	9 XI 1970	Всходов не было							
			15 IV 1971	19 IV 1971		27 IV 1971		9 V	13 V	11 VI	

Spergularia diandra (Guss.) Heldr. et Sart.	Двуручка	Узбекистан, 27 V 1968	9 XI 1970	27 XI 1971		21 III		1 IV	12 IV	23 IV	1 VI
			15 IV 1971	21 IV 1971		2 V		10 V	16 V	15 VI	
Группа Б											
Aegilops ventricosa Tausch	Озимая	Алжир, 22 V 1968	11 IX 1969	24 IX 1969	18 III 1970	2 V 1970	21 V	2 VI	21 VI	5 VII	15 VII
			9 XI 1970	1 XII 1970	21 III 1971	7 V 1971	27 V	4 VI	24 VI	1 VII	21 VII
			15 IV 1971	21 IV 1971	5 V 1971	15 VII — отмирание растений в фазе кущения					
Aegilops crassa Boiss.	»	Узбекистан, 25 V 1968	11 IX 1969	24 IX 1969	18 III 1970	2 IV 1970	21 IV	2 V	11 V	5 V	10 VII
			9 XI 1970	1 XII 1970	21 III 1971	14 IV 1971	27 IV	4 V	14 V	1 VI	10 VII
			15 IV 1971	21 IV 1971	5 V 1971	15 VIII — отмирание растений в фазе кущения					
Fumaria micrantha Lag.	»	Алжир, 18 V 1968	11 IX 1969	23 XI 1969		17 III 1970		25 III	24 IV	7 V	1 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		21 III 1971		2 IV	17 IV	2 V	25 V
			15 IV 1971	19 IV 1971		17 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Fumaria vaillantii Loiss.	»	Узбекистан, 27 V 1968	11 IX 1969	13 XI 1969		21 III 1970		1 IV	24 IV	10 V	1 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		25 III 1971		4 IV	15 IV	6 V	20 V
			15 IV 1971	21 IV 1971		17 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Alyssum granatense Boiss. et Reut.	Тяготеющая к яровым **	Алжир, 2 VI 1968	11 IX 1969	18 IX 1969		12 IV 1970		19 IV	30 IV	12 V	11 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		2 IV 1971		7 IV	20 IV	14 V	7 VI
			15 IV 1971	18 IV 1971		30 III 1971		5 IV	14 IV	15 V	—
Alyssum campestre L.	Озимая	Узбекистан, 15 V 1968	11 IX 1969	18 IX 1969		12 IV 1970		17 IV	30 IV	12 V)	11 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		7 IV 1971		16 IV	20 IV	14 V	7 VI
			15 IV 1971	18 IV 1971		2 VI — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Alyssum sculigerum Dur.	»	Алжир, 22 V 1968	11 IX 1969	18 IV 1969		9 IV 1970		21 IV	30 IV	17 V	11 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		9 IV 1971		16 IV	24 IV	14 V	1 VI
			15 IV 1971	18 IV 1971		19 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Clypeola cyclodonthea Delile	»	Алжир, 20 V 1968	11 IX 1969	23 XI 1969		21 III 1970		28 III	14 IV	6 V	—
			9 XI 1970	1 XII 1970		2 IV 1971		9 IV	25 IV	14 V	
			15 IV 1971	5 V 1971		15 V — отмирание растений в фазе проростков					
Clypeola jonthlaspi L.	»	Узбекистан, 17 V 1968	11 IX 1969	23 XI 1969		17 III 1970		25 III	10 IV	2 V	
			9 XI 1970	1 XII 1970		30 III 1971		7 IV	23 IV	14 V	
			15 IV 1971	25 IV 1971		7 V — отмирание растений в фазе проростков					
Matthiola livida (Delarb.) DC.	»	Алжир, 17 V 1968	11 IX 1969	13 XI 1969		27 IV 1970		2 V	16 V	4 VI	
			9 XI 1970	1 XII 1970		17 III 1971		5 V	17 V	1 VI	
			15 IV 1971	19 IV 1971		17 V — отмирание растений в фазе проростков					

---

* У 70% особей произошло отмирание в фазе бутонизации, 30% особей цвели оносили.

** У 90% особей отмирание в фазе начала бутонизации, 10% особей цвели и пл ли.

Продолжение

Вид	Биологическая природа вида	Место и дата сбора семян	Сроки посева	Сроки наступления фенофаз							
				проростки	кущение	выход в трубку (бутонизация)	колошение	цветение	плодоношение	созревание семян на главном побеге	созревание семян на боковых побегах
Matthiola bucharica Czerniak.	Озимая	Узбекистан, 7 VI 1968	11 IX 1969	23 XI 1969		22 IV 1970		10 V	15 V	5 VI	
			9 XI 1970	1 XII 1970		27 III 1971		14 V	22 IV	12 VI	
			15 IV 1971	24 IV 1971		17 V — отмирание растений в фазе проростков					
Eruca vesicaria (L.) Cavan.	Двуручка	Алжир, 17 V 1968	11 IX 1969	24 IX 1969		18 IV 1970		1 V	10 V	1 VI	17 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		19 IV 1971		2 V	23 V	7 VI	7 VII
			15 IV 1971	19 IV 1971		7 V 1971		12 V	30 V	15 VI	5 VII
Eruca sativa (Mill.) Gars.	»	Узбекистан, 11 VI 1968	11 IX 1969	25 IX 1969		20 IV 1970		5 V	15 V	1 VI	15 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		25 IV 1971		10 V	27 V	10 VI	10 VII
			15 IV 1971	19 IV 1971		3 V 1971		15 V	28 V	13 VI	5 VII
Vicia monantha Retz.	Озимая	Алжир, 8 VI 1968	11 IX 1969	18 IX 1969		3 IV 1970		8 IV	14 IV	17 V	1 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		7 IV 1971		14 IV	22 IV	20 V	3 VI
			15 IV 1971	10 V 1971		1 VI — отмирание растений в фазе проростков					
Vicia hyrcanica Fisch. et Mey.	»	Узбекистан, 28 V 1968	11 IX 1969	24 IX 1969		5 IV 1970		10 IV	16 IV	20 V	1 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		4 IV 1971		12 IV	18 IV	16 V	1 VI
			15 IV 1971	10 V 1971		10 VI — отмирание растений в фазе проростков					
Medicago litoralis Rohde	Двуручка	Алжир, 8 VI 1968	11 IX 1969	18 IX 1969		7 IV 1970		14 IV	плодов не завязали		
								1 VI			
			9 XI 1970	2 XII 1970		15 IV 1971		21 IV			
								25 V			
			15 IV 1971	20 IV 1971		10 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Medicago rigidula (L.) All.	»	Узбекистан, 25 V 1968	11 IX 1969	24 IX 1969		28 IV 1970		7 V	14 V	25 V	
			9 XI 1970	1 XII 1970		16 IV 1971		30 IV	7 V	20 V	
			15 IV 1971	25 IV 1971		17 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Androsace maxima L.	Озимая	Алжир, 11 V 1968	9 XI 1970	1 XII 1970		14 IV 1971		14 IV	30 IV	11 V	
			15 IV 1971	24 IV 1971		7 V — отмирание растений в фазе проростков					
Androsace turczaninovii Freyn	»	Узбекистан, 25 V 1968	9 IX 1970	1 XII 1970		28 III 1971		7 IV	28 IV	14 V	
			15 IV 1971	20 IV 1971		15 V — отмирание растений в фазе проростков					
Nonnea vesicaria (L.) Reichb.	»	Алжир, 17 V 1968	11 IX 1969	23 XI 1969		25 III 1970		4 IV	14 IV	20 V	10 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970		20 III 1970		30 III	7 IV	15 V	1 VI
			15 IV 1971	19 IV 1971		1 V — отмирание растений в фазе проростков					

Nonnea caspica (Willd.) G. Don	Двуручка	Узбекистан, 25 V 1968	11 IX 1969	18 XI 1969	17 III 1970		1 IV	10 IV	16 V	14 VI
То же.	»	Узбекистан, 25 V 1968	9 XI 1970	1 XII 1970	15 III 1971		25 III	5 IV	20 V	1 V
			15 IV 1971	24 IV 1971	7 V — отмирание растений в фазе проростков					
Plantago ovata Forsk.	»	Алжир, 2 VI 1968	11 IX 1969	24 IX 1969	21 IV 1970		27 IV	4 V	30 V	19 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970	12 IV 1971		19 IV	30 IV	1 VI	1 VII
			15 IV 1971	21 IV 1971	14 V 1971		20 V	1 V	25 VI	25 VII
Plantago lachnantha Bunge	»	Узбекистан, 25 VI 1968	11 IX 1969	18 IX 1969	22 IV 1970		25 IV	3 V	25 V	17 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970	10 IV 1971		15 IV	27 IV	1 VI	1 VII
			15 IV 1971	21 IV 1971	25 V 1971		2 VI	10 VI	27 VI	25 VII
Calendula arvensis L.	Яровая	Алжир, 8 VI 1968	11 IX 1969	3 III 1970	23 IV		5 V	19 V	1 VI	12 VII
			9 XI 1970	10 III 1971	19 IV		2 V	23 V	7 VI	7 VII
			15 IV 1971	19 IV 1971	10 V		14 V	26 V	15 VI	1 VII
Calendula officinalis L.	Двуручка	Декоративное растение, в саду г. Ташкента	11 IX 1969	24 IX 1969	17 IV 1970		2 V	21 0	2 VI	16 X
			9 XI 1970	3 XI 1970	25 IV 1971		10 V	27 V	10 VI	10 VIII
			15 IV 1971	19 IV 1971	7 V 1971		12 V	30 V	15 IX	5 IX
Группа В										
Carrichtera annua (L.) DC.	Озимая	Алжир, 28 V 1968	11 IX 1969							
			9 XI 1970	1 XII 1970	3 IV 1971		14 IV	25 IV	14 V	
			15 IV 1971	21 IV 1971	7 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Litvinovia tenuissima (Pall.) N. Busch	»	Узбекистан, 11 VI 1968	11 IX 1969							
			9 XI 1970	1 XII 1970	30 III 1971		10 IV	20 IV	10 V	
			15 IV 1971	21 IV 1971	7 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Hedypnois cretica (L.) Willd.	Двуручка	Алжир, 8 VI 1968	9 XI 1970	2 XII 1970	19 IV 1971		2 V	23 V	7 VI	
			15 IV 1971	21 IV 1971	10 V 1971		14 V	26 V	15 VI	
Garhadiolus papposus Boiss. et Buhse	Озимая	Узбекистан, 25 VI 1968	9 XI 1970	1 XII 1970	21 IV 1971		30 IV	17 V	1 VI	
			15 IV 1971	19 IV 1971	7 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Coronilla scorpioides (L.) Koch	»	Алжир, 17 V 1968	9 XI 1970	1 XII 1970	30 IV		5 V	20 V	1 VI	
			15 IV 1971	19 IV 1971	15 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Biscutella auriculata L.	»	Алжир, 20 V 1968	11 IX 1969	13 XI 1969	28 III 1970		4 IV	14 IV	2 V	4 VI
			9 XI 1970	1 XII 1970	19 III 1971		2 IV	10 IV	30 IV	15 V
			15 IV 1971	19 IV 1971	5 VI — отмирание растений в вегетативном состоянии					
Scorpiurus miricatus L.	»	Алжир, 8 VI 1968	11 IX 1969	13 XI 1969	17 III 1970		21 III	1 IV	14 IV	
			9 XI 1970	1 XII 1970	15 III 1971		25 III	5 IV	20 V	
			15 IV 1971	19 IV 1971	7 V — отмирание растений в вегетативном состоянии					

Фенологические наблюдения за растениями велись по методике, описанной Шнелле (1961).

Метеорологические условия 1969, 1970 гг. способствовали зимней вегетации растений.

Поведение испытываемых видов растений из Алжира и Узбекистана при различных сроках посева показало их генетическую неоднородность и позволило разделить на озимые, тяготеющие к яровым, и двуручки (Вавилов, Кузнецова, 1921; Леонтьев, 1940; Агаев, 1966; Маркова, 1966, и др.). Эти данные представлены в таблице.

Все изученные виды растений можно подразделить на следующие группы.

А. Роды, одни и те же виды которых встречаются как в Алжире, так и в Средней Азии — *Eremopyrum orientale*, *Hordeum leporinum*, *Ceratocephalus falcatus*, *Silene conica*, *Spergularia diandra*.

Б. Роды, в которых одни виды встречаются в Алжире, — *Aegilops ventricosa*, *Fumaria micrantha*, *Alyssum granatense*, *A. scutigerum*, *Matthiola livida*, *Eruca vesicaria*, *Medicago litoralis*, *Androsace maxima*, *Vicia monantha*, *Clypeola cyclodonthea*, *Nonnea vesicaria*, *Plantago ovata*, *Calendula arvensis*, а другие виды распространены в Средней Азии — *Aegilops crassa*, *Fumaria vailantii*, *Alyssum campestre*, *Matthiola bucharica*, *Eruca sativa*, *Medicago rigidula*, *Androsace turczaninovii*, *Vicia hyrcana*, *Clypeola jonthlaspi*, *Nonnea caspica*, *Plantago lachnantha*, *Calendula officinalis*.

В. Виды, принадлежащие близким родам, одни из которых обитают в Алжире (*Carrichtera annua*, *Hedipnois cretica*), а другие в Средней Азии (*Litvinovia tenuissima*, *Garhadiolus papposus*). В эту группу входят также такие виды, которые обитают в Алжире и относятся к родам, не имеющим близких к ним родов в Средней Азии (*Coronilla scorpioides*, *Biscutella auriculata*, *Scorpiurus miricatus*).

При сравнении особенностей развития растений видов, общих для Алжира и Средней Азии (группа А), оказалось, что по своей биологической природе они большей частью одинаковы, т. е. озимые или двуручки. Только *Silene conica*, выращенная из семян, собранных в Алжире, обнаружила тяготение к яровой природе, так как при весеннем посеве 10% особей цвели и плодоносили.

Виды групп Б и В в условиях опыта вели себя по-разному. Так, в роде *Alyssum* — растения двух видов, один из которых собран в Алжире (*A. scutigerum*), а другой в Средней Азии (*A. campestre*), оказались озимыми, а *A. granatense*, собранный в Алжире, проявил тяготение к яровым (при весеннем посеве плодоношение отмечалось у 10% особей).

Виды *Plantago*, один из которых был собран в Алжире, а другой в Средней Азии, в условиях опыта оказались двуручками (см. таблицу).

Интересно, что в условиях опыта *Calendula arvensis* из Алжира оказалась строго яровым растением, тогда как *C. officinalis* из Средней Азии — двуручкой.

Двуручками оказались оба вида *Medicago*. Однако особи *M. litoralis*, которые обильно и долго цвели в условиях опыта, плодов не завязывали. По-видимому, в Узбекистане нет соответствующих опылителей.

Оба вида *Nonnea* — озимые. У *N. vesicaria* обнаружена своеобразная особенность. Перед созреванием семян между цветоложем и завязью появляется белый тяж студенистой однородной ткани длиной до 1 см. Под микроскопом были видны крупные клетки, заполненные однородной массой, не окрашивавшейся иодом. По мере созревания семян этот тяж сокращался, но сохранялся и у опавших семян в виде твердого выроста до 1 мм толщиной. При проращивании семян в чашках Петри тяж снова увеличивался, достигая почти прежних размеров и приобретая такую же консистенцию. Возможно, что это приспособление для лучшего водоснабжения прорастающих семян. У *N. caspica* аналогичного образования не обнаружено.

При сравнении сроков прохождения отдельных фаз развития у исследованных видов поражало сходство во времени их наступления и завершения (см. таблицу). Несмотря на то что семена были собраны с растений, выросших в очень отдаленных друг от друга местах произрастания, наступление одних и тех же фенофаз нередко совпадало даже в днях.

При сравнении видов, ареал которых охватывает Среднюю Азию и Алжир (группа А), оказалось, что почти все они озимые или двуручки;

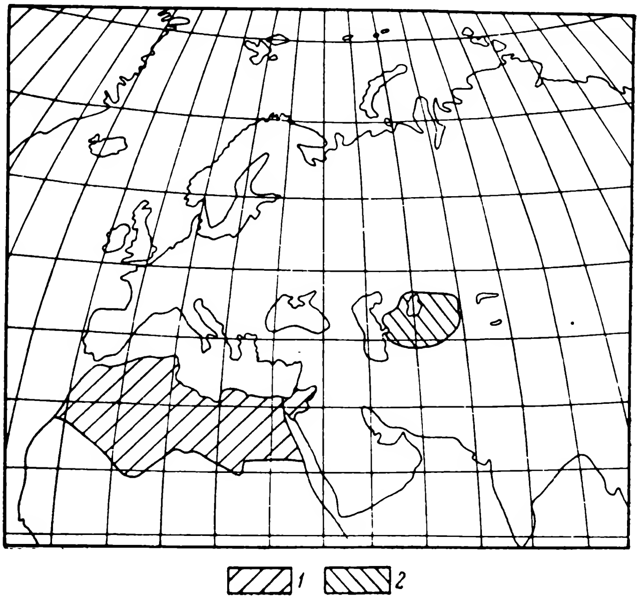


Рис. 2. Ареалы двух видов рода *Matthiola*.

1 — *M. livida* (Delarb.) DC.; 2 — *M. bucharica* Czerniak.

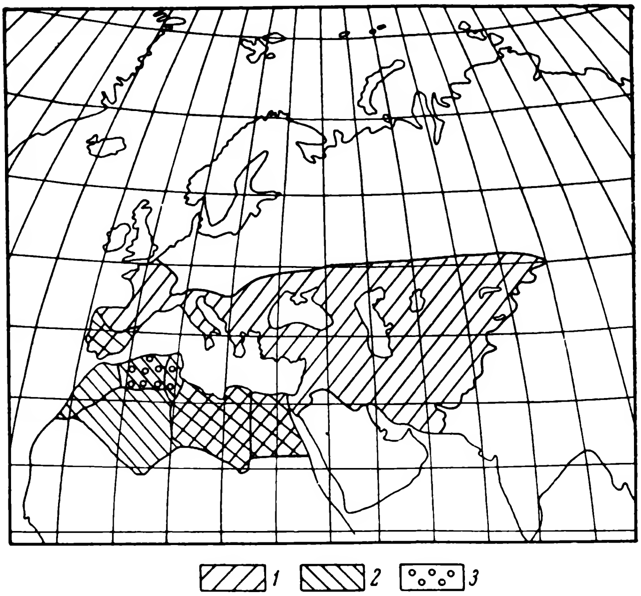


Рис. 3. Ареалы трех видов рода *Alyssum*.

1 — *A. campestre* L.; 2 — *A. granatense* Boiss. et Reut.; 3 — *A. scutigerum* Dur.

только *Silene conica* тяготеет к яровым, но процент яровых особей очень низок (10%), что не дает нам права причислить их даже к двуручкам. Среди видов группы В почти все виды озимые (за исключением *Hedipnois cretica*). Переходя к характеристике группы Б, следует отметить, что эндемичный для Средней Азии вид *Matthiola bucharica* — типичное озимое растение, так же как *M. livida*, встречающаяся в Северной Африке и Израиле (рис. 2).[2]

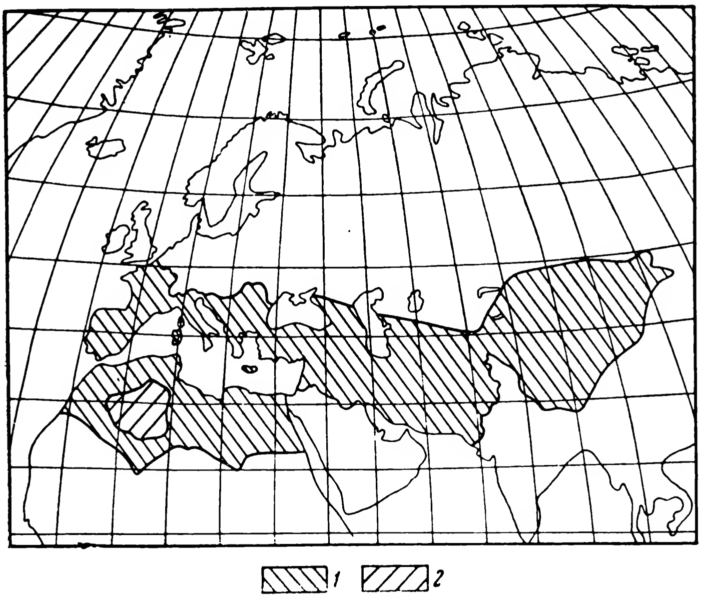


Рис. 4. Ареалы двух видов рода *Clypeola*.
1 — *C. jonthlaspi* L.; 2 — *C. cyclodonthea* Delile.

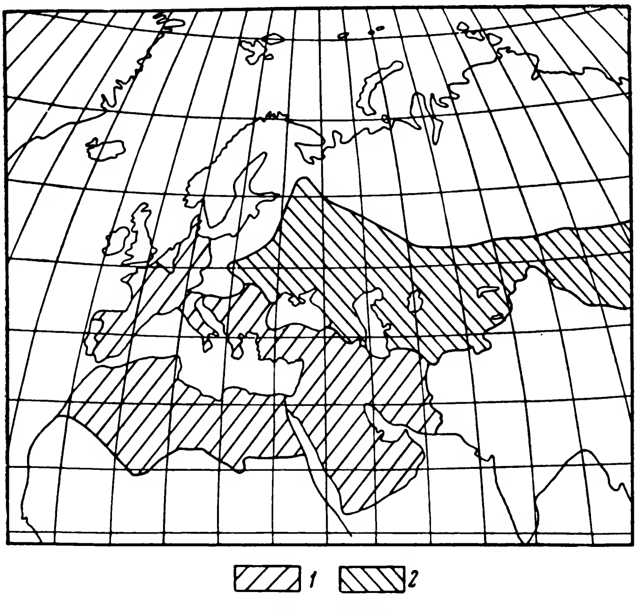


Рис. 5. Ареалы двух видов рода *Androsace*.
1 — *A. maxima* L.; 2 — *A. turczaninovii* Freyn.

Генетически неоднородными оказались виды рода *Alyssum*: узко эндемичный *A. scutigerum* и широко распространенный *A. campestre* — озимые, а *A. granatense* — яровой (рис. 3).

---

[2] Здесь и на последующих рисунках ареалы видов заштрихованы целиком, но в горных районах они отсутствуют. Ареной жизни всех исследованных растений являются подгорные равнины, предгорья, изредка они заходят в средний пояс гор (до 2300 м над ур. м.), где количество осадков варьирует от 100 до 400 мм в год и где отчетливо выражены прохладный и влажный сезоны и период летнего зноя и засухи.

Clypeola cyclodonthea — эндем Алжира, озимый вид, так же как *C. jonthlaspi*, ареал которого значительно больше (рис. 4).

Озимыми оказались близкие трудноразличимые виды *Androsace maxima* и *A. turczaninovii*, ареалы которых не налегают друг на друга, а граничат (рис. 5). Необходимо отметить, что фазы развития этих видов проходили в близкие сроки. Возможно, что сходство этих видов и по биологии позволит объединить их в один вид.[3]

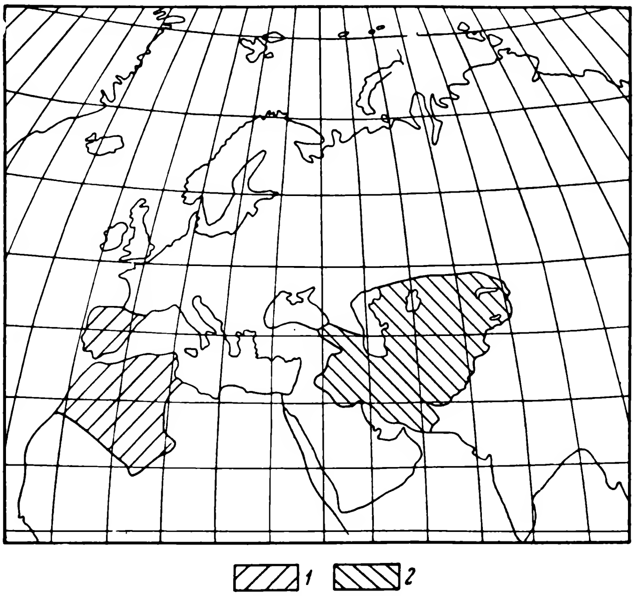


Рис. 6. Ареалы двух видов рода *Nonnea*.
1 — *N. vesicaria* (L.) Reichb.; 2 — *N. caspica* (Willd.) G. Don.

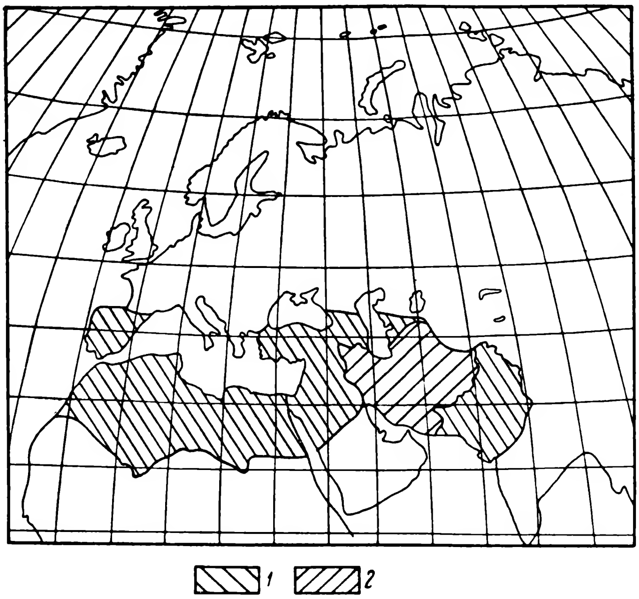


Рис. 7. Ареалы двух видов рода *Plantago*.
1 — *P. ovata* Forsk.; 2 — *P. lachnantha* Bunge.

---

[3] Наши данные подтверждают точку зрения авторов, объединяющих эти два вида в один (Иконников, 1963).

Озимыми являются и виды *Nonnea vesicaria* и *N. caspica*. Однако ареалы их удалены друг от друга на значительное расстояние (рис. 6).

Ареал *Plantago lachnantha* охватывает пустыни Кызылкум и Каракум, Иран и Афганистан, а ареал *P. ovata* значительно шире (рис. 7); однако, несмотря на эти различия в распространении, оба вида являются двуручками.

Таким образом, проведенные исследования показали, что по своей генетической природе эфемеры, обитающие в Алжире, и сходные виды, произрастающие в Средней Азии, не однородны.

Опыт культуры алжирских эфемеров в Ташкенте и анализ их распространения показали, что эти виды, обитающие в основном в границах Области Древнего Средиземья, обладают рядом общих признаков, таких как озимость, способность к зимней вегетации, особенности ритма развития. Так, начало ряда фенофаз у алжирских видов и аборигенов Средней Азии отмечалось в очень близкие сроки (с различиями в пределах 1—2 дней). Это говорит об их формировании и развитии в сходной экологической обстановке.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев М. Г. (1966). Новые экспериментальные данные о биологической природе двуручек. Бот. ж., 51, 5. — (Бочанцев и др.) Botschantzev V. P., N. Kalenov, Ju. Mirochnitchenko, N. Pelt, L. Rodin, B. Vinogradov. (1970). Études geobotaniques des pâturages du secteur cuest du département de Médea de la République Algérienne démocratique et Populaire. Lepartie (textes). — Бурыгин В. А., Л. Е. Маркова. (1970). Зимневегетирующая растительность пустынных и предгорных областей Узбекистана. Бот. ж., 55, 4. — Вавилов Н. И., Е. С. Кузнецов. (1921). О генетической природе озимых и яровых растений. Изв. Агроном. факульт. Саратовск. унив., 1. — Вальтер Г. (1968). Растительность земного шара, 1. — Гранитов А. И. (1970). Наиболее распространенные формации растительности Узбекистана. Автореф. дисс. — Закиров К. З. (1939). Растительность предгорий (адыров) Южного Узбекистана в пределах Каршинского района. Тр. Узб. гос. унив., 12, 8. — Иконников С. С. (1963). Определитель растений Памира. — Коровин Е. П. (1961, 1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, 1—2. — Культиасов М. В. (1937). Экологический и географический метод в систематике растений. Сов. бот., 1. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровск. чтения, XV. — Леонтьев В. Л. (1940). Об озимых эфемерах в Кара-Кумах. Изв. ВГО, 72, 6. — Маркова Л. Е. (1966). Материалы по экологии эфемеров. В сб.: Матер. по физиол. и экол. растений Средн. Азии. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. Среднеаз. гос. унив., 1, 4. — Определитель растений Средней Азии. (1968, 1971, 1972). 1, 2, 3. — Пазий В. К. (1962). Заметки о некоторых мятликах Средней Азии. Бот. матер. герб. Инст. бот. АН УзбССР, XVII. — Попов М. Г. (1925). Азиатские виды рода *Zygophyllum*. Бюлл. Средн.-Аз. гос. унив., 11, 12. — Проскоряков Е. И. (1950). О происхождении однолетних эфемеров. Тр. Узб. гос. унив., нов. сер., 43. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Флора Казахстана. (1956—1964). 1—7. — Флора Киргизии. (1950—1962). 1—10. — Флора СССР. (1934—1964). II, IV, VII, VIII, IX, XIX XXIII, XXVI, XXIX. — Флора Таджикистана. (1957—1963). 1—2. — Флора Туркмении. (1932—1960). 1—7. — Флора Узбекистана. (1941—1966). 1—6. — Шнелле Ф. (1961). Фенология растений. — Blatter E. (1919—1923). Flora Arabica, I, II, VII. — Boissier E. (1867—1888). Flora orientalis, I—V. Supplementum. — Cuenod A. (1954). Flora de la Tunisie, 1. — Davis P. H. (1965, 1966, 1969). Flora of Turkey and the East Aegean Island, I, II, III. — Durand E. G. Barratte. (1910). Flora Libycae prodrome. — Eig A. (1931, 1932). Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore Palestinienne, I—II. Rep. spec. nov. rigni veget., Beihefte. B., LXIII. Texte; LXIII, 2. Tabl. analytiques. — Emberger L., R. Maire. (1941). Catalogue des plantes du Maroc, 4. — Gaussen H. (1954). Theories of classification des climats et microclimats. 8 congress Internat. Botanique. Sect. 7 et 8. — George E. (1933). Flora of Syria, Palestine and Sinae, I—II. — Hegi G. (1945). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, I. — Jahander E., R. Maire. (1931—1934). Catalogue des plantes du Maroc, 1—3. — Kitamura S. (1960). Flora of Afghanistan. — Kitamura S. (1964). Plants of West Pakistan and Afghanistan. — Kitamura S. (1966). Additions and corrections to flora of Afghanistan. — Kóle M., K. H. Rechinger. (1954—1963). Symbola Afghanica, I—V. — La Parsa. (1951). Flora de J'Jrana, 1. — Le Houérou H. N. (1959). Recherches écologues et floristiques sur la végétation de la Tunisie meridionale. Second partic. La flore. — Maire R. (1952, 1953, 1955—1959, 1961—1965, 1967). Flore de L'Afrique du Nord, 1—13. — Mouterde P. (1966). Nouvelle Flore du Liban et de la Syrie. I—II. — Ozenda P. (1958). Flore de Sahara septentrional et contral. — Quezel P., Santa. (1962—1963). Nouvelle Flore de L'Algérie, 1, 2. — Rechinger K. H. (1964). Flora of lowland Iraq. — Rechinger K. H. (1965, 1967, 1968, 1970). Flora des iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge, 9/31, 3; 15/28, 6; 48/15.4; 57/28, 2; 70/30, 1. — Rouy G., J. Foucaud. (1893). Flore de France, 1. — Townsend C. C., E. Guest. (1966). Flora of Iraq, 2. — Tutin N. G., V. H. Hejwood, N. A. Burges, D. H. Valentine, S. M. Walters, D. A. Webb. (1964, 1973) Flora Europea, 1, 2. — Walter H. (1956). Das Problem der Zentralanatolischen Steppe. Naturwissenschaften, 43. — Walter H., H. Lieth. (1960). Klimadiagramm-Weltatlas, I. Lief. — Willkomm M., J. Lange. (1861—1880). Prodromus Florae Hispanicae, I—III. — Zohary M. (1962). Plant life of Palestine. — Zohary M. (1966). Flora Palestina, I—II.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
г. Ташкент.

Получено 27 III 1973.

УДК 633.873.3 : 581.524 (575.4)

И. Г. Левичев

О ДИНАМИКЕ ТРАВЯНИСТЫХ МИКРОГРУППИРОВОК В ФИСТАШНИКАХ БАДХЫЗА (ТУРКМЕНСКАЯ ССР)

I. G. LEVICHEV. ON THE DYNAMICS OF HERBACEOUS PLANT MICROCOENOSES IN *PISTACIETA* FORESTS OF BADKHYS (TURKMENIA)

В условиях Пуль-и-Хатумской фисташковой рощи (Бадхыз) мощная поверхностная корневая система фисташки настоящей *Pistacia vera* L. влияет на распределение травянистых микрогруппировок: в зоне влияния корневых систем формируются эфемероидные формации, сменяющиеся за ее пределами эфемероидно-высокотравными. Характер травяного яруса, если будет подтверждено соответствие его с простиранием корневых систем фисташки, позволит вычислять площади корневых систем без трудоемких раскопок.

Во время работ, проводившихся нами осенью 1972 года на территории Пуль-и-Хатумской фисташковой рощи Бадхызского заповедника (Туркменская ССР), мы обратили внимание на неравномерное распределение травянистой растительности среди отдельно стоящих деревьев фисташки *Pistacia vera*.[1]

В конце августа и сентябре можно наблюдать один из последних сезонных аспектов растительности — аспект травянистых многолетников (полыни, кузинии, солянки), создающий буровато-темно-зеленый фон. Однако деревья фисташки были окружены желтовато-серыми пятнами различной формы и размеров — следами от выгоревших эфемеров и эфемероидов (рис. 1).

Мы предположили, что эти пятна совпадают с зоной распространения корневой системы фисташки.

В. И. Запрягаева (1964) указывает на отличие подкроновой растительности фисташников от растительности вне крон, объясняя это недостатком света под кроной и влиянием животных. Мы неоднократно наблюдали архаров, укрывающихся в жаркие часы под кронами, находили отдельные деревья, земля под которыми была выбита их копытами, либо изрыта мышевидными грызунами. Обычно под кроной развиваются чистые заросли *Hordeum spontaneum* разной густоты, но дальше границы кроны они не распространяются.

Мы отметили наличие еще одной зоны — зоны влияния корневой системы (рис. 2), распространение которой зависит от многих факторов, и в первую очередь от индивидуальных особенностей дерева — возраста, жизненности и т. д.

Фисташники Средней Азии — типичные редколесья аридной зоны, очень редко образующие сомкнутые насаждения по более увлажненным местам (Шавров, 1914; Сиворакша, 1937; Запрягаева, 1948а, 1964; Ровский и др., 1951; Попов, 1957а, б; Кочерга, Галактионов, 1970).

---

[1] Названия растений приводятся согласно «Флоре СССР» (1934—1960).

Смыкание крон в Пуль-и-Хатумской роще почти не наблюдается. Лишь в некоторых местах смыкаются кроны рядом стоящих деревьев вдоль русел сухих водотоков по дну долин.

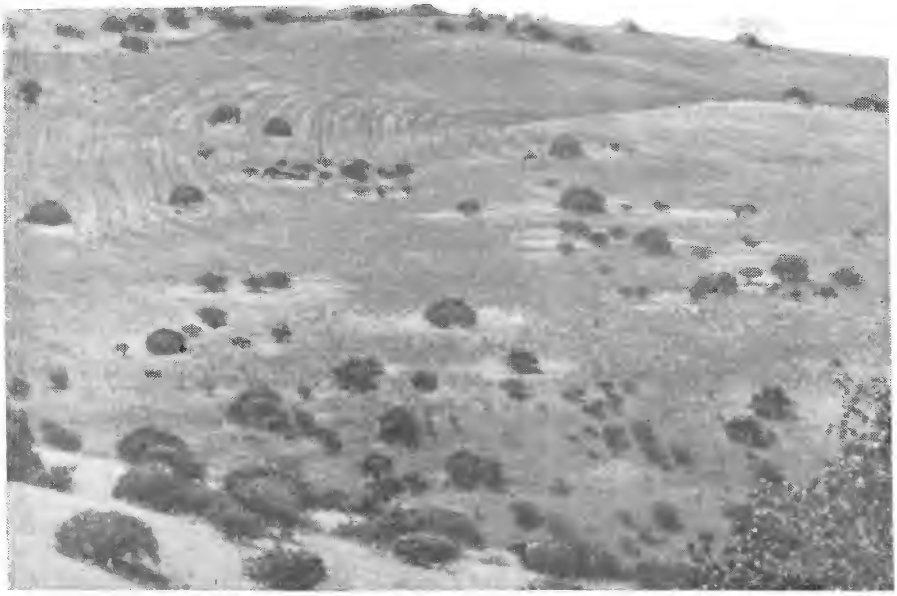


Рис. 1. Единичные деревья фисташки среди эфемероидно-высокотравной растительности.

Светлые пятна вокруг крон — эфемерово-эфемероидные участки. Видны борозды от посевов фисташки. В ближнем левом углу эфемероидный фисташник с полнотой 0.3—0.4.

Возвышенность Бадхыз (500 м над ур. моря) представляет собой слабо рассеченное плато с сильно сглаженными грядами холмов (баиров) и отдельными бессточными впадинами.

Условия произрастания фисташки в Бадхызе — самые суровые в пределах ее естественного ареала: осадков выпадает всего 180—251 мм, годовые колебания температур очень значительные (от —32.8° до 42.6°), велика сухость воздуха, ветры резкие и частые (Кордон, 1936; Петров, Клюшкин, 1962; Клюшкин, 1966; Кошкарова, 1970).

Пуль-и-Хатумская роща считается лучшей фисташковой рощей в этом районе (Кравченко, 1957; Петров, Клюшкин, 1962), она менее пострадала от деятельности человека и сохранила свой естественный облик.

В отличие от настоящих лесов, где ведущую роль в регулировании количества деревьев на единицу площади играет конкуренция из-за света и в меньшей мере проявляется конкуренция за влагу и питательные вещества, в аридных редколесьях, в частности в фисташниках, на полноту насаждения влияет корневая конкуренция за площадь водного питания, приводящая к сомкнутости корневых систем (Запрягаева, 1948а, 1952, 1954, 1957, 1970; Попов, 1971).

Согласно многим данным, в частности по В. И. Запрягаевой (1964) и М. П. Петрову (1933), в наиболее засушливых условиях аридной зоны у деревьев и кустарников формируются мощные поверхностные корневые системы, превышающие в несколько раз площадь проекции крон. В более влажных условиях корневая система проникает в почву глубже и более компактна. В полной мере это относится и к фисташке, у которой в засушливых условиях поверхностная корневая система вся сосредоточена в слое 0.1—2 м (Гурский, 1939; Заленский, 1940; Запрягаева, 1948б;

Попов Н., 1957б; Кравченко, 1963; Никитин, 1966; Попов К., 1971) и выходит далеко за пределы кроны, так что проекция корневой системы может превышать проекцию кроны в 10—20 раз (Запрягаева, 1948а, 1964).

Есть сведения о простирании отдельных корней фисташки до 6 и 11.5 м у 25—30-летних деревьев (Есипов, Савич, 1965), до 10 м (Кордон, 1936),

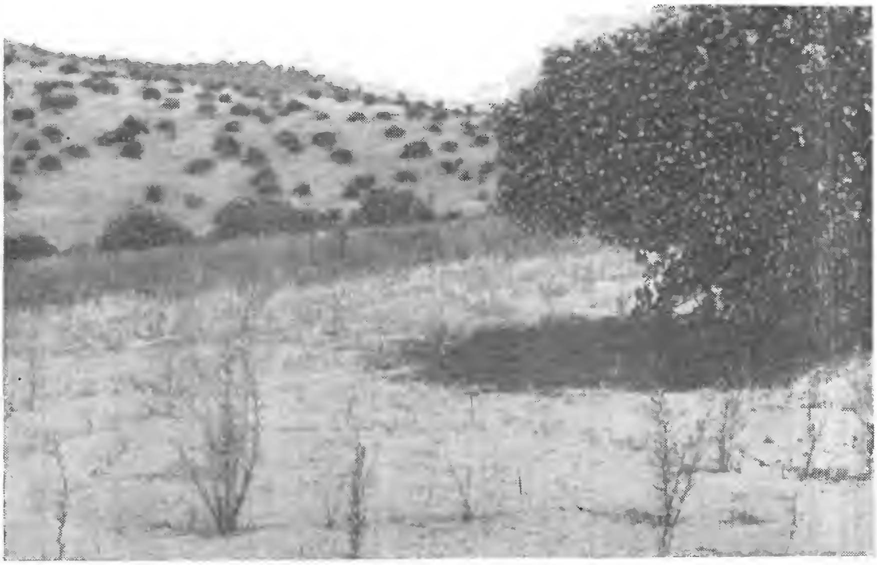


Рис. 2. Пятно эфемероидной растительности вокруг отдельно стоящей фисташки.

Четко видна граница распространения корневой системы по «стене» высокотравья. На дальнем склоне — фисташник эфемероидный с полнотой 0.3—0.4.

12—15 м у 80-летних (Запрягаева, 1964), до 13—15 м (Запрягаева, 1954), 22 м (Попов, 1971).

Лучшие по состоянию и полноте фисташники приурочены к сглаженным формам рельефа, предпочтительно к склонам северной экспозиции, с мощными известковыми мелкоземистыми почвами, в которых больше накапливается и лучше удерживается влага. На крутых каменистых склонах со слаборазвитым почвенным покровом развиваются угнетенные, разреженные фисташники (Кордон, 1936; Сперанский, 1936; Запрягаева, 1948а, 1964; Ровский и др., 1951; Бурыгин, Запрометова, 1955; Клюшкин, 1962; Кочерга, Галактионов, 1970; Кошкарова, 1970).

С распространением корневой системы далеко за пределами крон связывают уменьшение влажности почвы в засушливый период в межкроновом пространстве (по сравнению с подкроновым). В зоне перекрытия корневых систем рядом стоящих деревьев происходит особенно сильное иссушение почвы (Иванова, 1950; Запрягаева, 1964).

Естественно, что в условиях иссушения в летний период верхних горизонтов почвы корневыми системами фисташки можно ожидать увеличения роли эфемеров и эфемероидов в сложении травяного покрова фисташников. Все исследования по фитоценологии фисташников Средней Азии указывают на ту или иную степень участия эфемеров и эфемероидов в их травяном покрове. При этом, чем больше полнота насаждений, тем больше участие их в покрове. При полноте 0.6—0.7 везде развиты различные варианты фисташников эфемероидных (Смольский, Смирнов, 1931; Лавренко, Соколов, 1949; Дробов, 1950; Коровин, 1962; Пряхин, 1962; Запрягаева, 1964).

Пуль-и-Хатумская роща не является исключением; более того, вследствие особенно суровых экологических условий преобладание эфемероидов в травянистом покрове здесь проявляется наиболее ярко.

Как уже отмечалось, зоны влияния корневых систем фисташки, выделяющиеся во второй половине лета аспектом усохших эфемероидов, наблюдались нами вокруг отдельно разбросанных деревьев и небольших групп их (по 2—3 дерева). Именно такие одиночные деревья и небольшие группы выбирались нами для промеров. Сплошные массивы фисташников с полнотой 0.3—0.6 также проявляли эту особенность — смена состава травянистой растительности прослеживалась на некотором расстоянии от края массива.[2]

Результаты измерений представлены в таблице.

Зависимость размеров зоны эфемероидов от возраста и размеров деревьев фисташки

Номер дерева	Группа возраста	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр кроны, м	Пол	Площадь зоны эфемероидов, м²	Радиус зоны эфемероидов, м		
							наименьший	средний	наибольший
	I	70	2	3.5	—	218	4	8	11
		70	2.5	3.5	♀	479	8	12.5	17
		80	3	5	♀	492	7	12.5	18
		80	3	4	—	354	9	11	12
	II	100	3	4	♀	237	4	8	12
1		100	3	6	♀	805	13	16	22
2		100	3	5	♀	1147	13	18.5	27
3		100	2.5	5	♀	831	11	16	22
4		100	3	5.5	♀	650	10	14	17
		110	3	5	—	189	4	6	8
		110	3	4	♀	197	3	7	15
5		110	3	3.5	♂	328	9	10	12
		110	3.5	5	♀	197	6	8	11
6		110	3	6	♂	480	9	12	19
7		120	3	6	—	579	9	13	18
		130	3	6	♂	660	10	15	23
		130	3	6.5	♀	671	11	15	20
		130	3	8	♂	680	12	15	17
8		140	4	8	♀	632	10	15	18
		150	3.5	5	—	296	7	9.5	11
		160	4	7	—	108	5	8	10
9		170	4	7	♂	413	8	12	14
	III	225	6	9	—	462	6	11.5	20
		225	5	10	—	889	9	16	36
		225	4.5	7	♀	1526	13	23	33
		225	4.5	6	—	1077	9	19	30
10		240	6	10	♀	1194	12	21	35
		250	4.5	8	♀	1165	11	20	38
		250	6.5	12	—	730	10	15	21
11		275	4.5	8	—	900	11	17	23

Обобщенные данные

группа возраста	высота, м			диаметр кроны, м			площадь зоны эфемероидов, м²			радиус зоны эфемероидов, м		
	средняя	наименьшая	наибольшая	средний	наименьший	наибольший	средняя	наименьшая	наибольшая	средний	наименьший	наибольший
I	2.6	2	3	4	3.5	5	383	218	492	11	4	18
II	3.2	2.5	4	5.7	3.5	8	503	108	1147	12	4	27
III	5.2	4.5	6.5	8.5	6	12	918	462	1526	18.3	6	38

---

[2] За полноту 1.0 принималась сумма площадей проекций крон деревьев, равная 3000 м² на 1 га (Смольский, Смирнов, 1931; Кошкарова, 1970).

Приводимые данные — лишь предварительные наблюдения, не претендующие на полноту. Возраст каждого дерева определялся приблизительно, по внешнему виду, что заставило разделить все деревья лишь на три группы возрастов.

Варьирование параметров корневой системы в каждой группе возрастов — значительное, что, по-видимому, связано с неточностью определения возраста, очень широкими границами каждой группы возрастов и различными условиями произрастания.

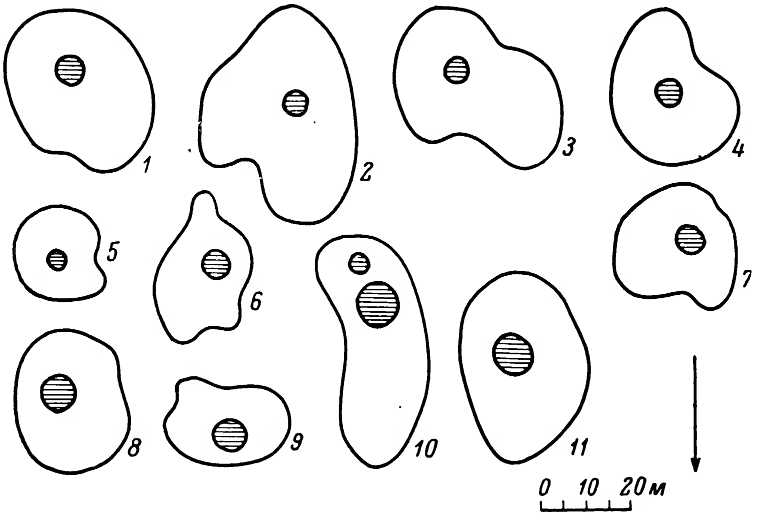


Рис. 3. Планы эфемероидных микрогруппировок вокруг отдельных деревьев фисташки и проекции их крон (*заштриховано*). *Стрелка* — направление понижения склона (результаты измерений представлены в таблице).

Форма зоны влияния корневой системы в каждом отдельном случае была различной (рис. 3).

Все промеры сделаны на некрутых (3—8°) склонах. Вниз по склону эта зона распространяется дальше, чем вверх и поперек склона. Вокруг групп из 2—3 деревьев увеличения площади зоны корневых систем почти не наблюдается по сравнению с одновозрастными отдельно стоящими деревьями (рис. 1 и 3). Дерево не всегда находится в центре зоны. Особенно четко граница прослеживается с некоторого расстояния в фисташниках полынных и кузиниево-полынных, менее четко — в солянковых. Вблизи определить положение границы удавалось не всегда. Наиболее ярко выражена она возле средневозрастных деревьев (60—110 лет), представляя буквально «стену» высокотравья (рис. 2). С увеличением возраста фисташки граница все дальше отодвигается от кроны, теряет четкость и временами ее трудно определить, хотя издалека она кажется вполне ясной.

Для Пуль-и-Хатумской рощи нами установлено, что редины, разрывы и свободные от фисташки пространства внутри рощи и на смежных с ней участках, сходных по рельефу, почвам и растительным группировкам, возникли в результате хозяйственной деятельности человека в прошлом (выпас, пожары, порубки). Повсюду на таких участках распространены эфемероидно-высокотравные группировки, в верхний ярус которых входят *Artemisia scoparia*, *Cousinia bipinnata*, *Alhagi persarum*, *Heteropappus canescens*, *Muretia oeroilanica*, *Psoralea drupacea*, *Cousinia raddeana*, *Atriplex flabellum*, *Eremostachys labiosa*.

С. И. Коржинский (1896) сообщал о распространении Пуль-и-Хатумской рощи почти до р. Кушки. И. А. Линчевский (1935), составляя карту растительности Бадхыза, выделял «фисташковую саванну», площадь которой в несколько раз превышала тогда теперешнюю площадь Пуль-и-Хатумской рощи.

Видовой состав травянистой растительности в фисташниках, фисташковых рединах, искусственных культурах и на свободных пространствах в общем одинаков. Исключением является лишь *Ephedra ciliata*, в Бадхызе приуроченная к зонам крон фисташки. Но обилие каждого вида в отдельности в зависимости от местопроизрастания (фисташник, редины, посадки, свободные пространства) изменяется очень значительно. По мере разрежения и исчезновения фисташников, существовавшие в их пределах эфемероидные травянистые микрогруппировки превращаются в эфемероидно-крупнотравные, которые могут вновь восстанавливаться в эфемероидные микрогруппировки по мере формирования фисташников (естественным или искусственным путем). Мы могли наблюдать такое восстановление в искусственных посадках фисташки.

В Бадхызском заповеднике ежегодно на протяжении 18 лет производится посев фисташки механизированным способом в борозды. Даже 18-летние насаждения, сильно загущенные, растут среди хорошо выраженных высокотравных группировок. Следует отметить, что возраст надземных стволиков обычно не превышает 6—8 лет, так как деревца неоднократно страдали от пожаров и стравливания скотом, после чего вновь отрастали.

В первые 5—10 лет после проведения борозд высокотравье на таких участках становится более обильным. Вдоль отвала или по дну борозд накапливаются семена *Artemisia scoparia*, *Atriplex flabellum*, *Arnebia decumbens*, *Cousinia bipinnata*, *C. raddeana*, *Muretia oeroilanica* и другие, что приводит к увеличению вдоль борозд количества этих видов, а поэтому и общего проективного покрытия. В местах пересечения бороздами зоны корневой системы взрослых фисташек (в рединах) высокотравье либо совсем отсутствует, либо заметно изреживается и приурочено к самой борозде.

В 1930—1932 гг. в центре Пуль-и-Хатумской рощи были заложены культуры фисташки гнездовым способом. Очень характерна граница этих посадок в районе кордона Акар-Чешме. Рядом с одним из хорошо сохранившихся участков 40-летних культур около 8 лет назад были проведены борозды, на которых сейчас пышно развито высокотравье. На расстоянии 2—4 м от крайнего ряда старой посадки высокотравье исчезает и сменяется низким покровом из *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*; общее проективное покрытие уменьшается в два раза (если по бороздам оно составляло 80—90%, то среди посадок — 40—50%). Если какое-либо деревце фисташки в крайнем ряду отсутствует — высокотравье клином вдается в площадь 40-летних культур. Число видов травянистой растительности среди 40-летних культур уменьшилось (по сравнению с бороздами с 39 видов до 31), но прибавился новый вид — *Ephedra ciliata* — полулиана, встречающаяся только под кронами фисташки.

Часть 40-летних культур страдала от пожаров. На таких местах высота и диаметр крон, диаметр стволов заметно меньше, а следовательно, меньше и возраст надземной части. Травяной покров здесь также изменен — высокотравье присутствует, но в незначительном количестве.

Описанные выше три варианта травянистой растительности существуют бок о бок на одном склоне, в одинаковых экологических, в том числе почвенных условиях, что, как нам кажется, ясно свидетельствует о влиянии фисташки на травянистую растительность.

Есть основания предполагать, что в весенний и раннелетний периоды можно также определить зону распространения корневой системы по обилию эфемероидов. По нашим наблюдениям, обилие эфемероидов в этой зоне в 1.5—2 раза меньше, чем за ее пределами. Это сказывается и на общем проективном покрытии травянистой растительности (в зоне 30—50%, вне зоны 40—80%), и на количестве экземпляров *Poa bulbosa* и *Carex pachystylis*. Сделанные в сентябре подсчеты дали такие результаты: на

0.25 м² мятлика и осоки насчитано в зоне — 356—557 экземпляров, вне ее — 895—1123 экземпляра.

Высокая степень участия эфемеров и эфемероидов в травяном покрове фисташников позволяет считать, что в данных экологических условиях, при данном возрастном составе деревьев и невысокой полноте (0.3—0.6) в описанном типе фисташника корневые системы смыкаются; поэтому проведение дополнительного подсева нецелесообразно. Такой неудачный опыт был проведен в долине р. Варзоб (Запрягаева, 1948а). С другой стороны, разреженный фисташник с высокотравной растительностью позволяет проводить такой подсев.

На основе проведенных наблюдений мы присоединяемся к мнению В. П. Дробова (1950), В. И. Запрягаевой (1948б) и Н. Е. Кошкаровой (1970), что аридные редколесья, к которым относится и фисташники, следует относить к лесным сообществам. Это настоящие, а не условные леса аридной зоны. Несмотря на редкостойность фисташки, налицо влияние деревьев друг на друга, на окружающую травянистую растительность, на формирование травянистых фитоценозов. Условное причисление аридных редколесий к лесам основывалось главным образом на незнании четко выраженных взаимовлияний в этих сообществах.

Выводы

1. Влияние каждого дерева фисташки на травянистую растительность сказывается в двух кольцевых зонах — подкроновой, обусловленной притенением и деятельностью животных, и в более обширной зоне влияния корневой системы.

2. В зоне распространения корневой системы происходит сильное иссушение почвы, что приводит к формированию на ней эфемерово-эфемероидных формаций, границы распространения которых позволяют судить о границах корневой системы. На этом основано наше предложение определять (в случаях наличия описанного явления) распространение корневой системы фисташки по площади и форме зоны распространения эфемероидных микрогруппировок.

3. После исчезновения (уничтожения) древостоя фисташки эфемероидные травянистые микрогруппировки сменяются эфемероидно-высокотравными сообществами. Обратный процесс наблюдается в ходе формирования молодых зарослей фисташки; происходит увеличение эфемероидов в травяном покрове и в 40-летних культурах он уже ничем не отличается от таковового среди спелых насаждений.

ЛИТЕРАТУРА

Бурыгин В. А., Н. С. Запрометова. (1955). О взаимоотношениях древесно-кустарниковой и эфемероидной растительности в предгорьях юга Средней Азии. Изв. АН УзССР, 5. — Гурский А. В. (1939). Опыт неорошаемого древоводства в пустыне. Докл. неорошаем. древоводства, 2—3. — Дробов В. П. (1950). Леса Узбекистана. — Есипов В. М., О. В. Савич. (1965). Фисташка и ее естественное возобновление в Чаткальском горно-лесном заповеднике. Тр. Чаткальск. горно-лесн. заповедн., 2. — Заленский О. В. (1940). Распространение и экологические особенности фисташки (*Pistacia vera* L.) и миндаля (*Amygdalus communis* L.) в западном Копет-Даге. Бот. ж., 25, 1. — Запрягаева В. И. (1948а). О разреженности древесно-кустарниковых насаждений на южном склоне Гиссарского хребта. Природа, 8. — Запрягаева В. И. (1948б). О причинах разреженности древесной растительности Таджикистана. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 4. — Запрягаева В. И. (1952). Корневые системы некоторых дикорастущих плодовых Таджикистана. Бюлл. МОИП, отд. биол., 57, 3. — Запрягаева В. И. (1954). Биологические особенности фисташки в связи с ее культурой в Таджикистане. Бот. ж., 39, 3. — Запрягаева В. И. (1957). Древесные породы и кустарники, рекомендуемые для разведения в Таджикистане. — Запрягаева В. И. (1964). Дикорастущие плодовые Таджикистана. — Запрягаева В. И. (1970). Леса Таджикистана. Леса СССР, 5. — Иванова А. В. (1950). О лиственных ксерофильных редколесьях Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8. — Клюшкин Е. А. (1962). Фисташники юго-западного Копет-Дага. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол., 3. — Клюшкин Е. А.

(1966). Об эколого-фитоценотических особенностях фисташников Туркменистана. Изв. АН ТуркмССР, 6. — Кордон Р. Я. (1936). Фисташка. Культурная флора СССР, 17. — Коржинский С. И. (1896). Очерки растительности Туркменистана. I—III. Закаспийская обл., Фергана и Алтай. Зап. Импер. Акад. наук, физ.-мат. отд., сер. 8, 4, 4. — Коровин Е. П. (1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, 2. — Кочерга Ф. К., В. Ф. Галактионов. (1970). Леса Узбекистана. Леса СССР, 5. — Кошкарова Н. Е. (1970). Леса Туркмении. Леса СССР, 5. — Кравченко В. И. (1957). Фисташковые заросли Бадхыза. Лесн. хоз., 8. — Кравченко В. И. (1963). Фисташка и ее разведение. — Лавренко Е. М., С. Я. Соколов. (1949). Растительность плодовых лесов и прилегающих районов Южной Киргизии. Плодовые леса Южной Киргизии и их использование, 1. — Линчевский И. А. (1935). Растительность Бадхыза. Растит. ресурсы ТуркмССР, 1. — Никитин С. А. (1966). Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. — Петров М. П. (1933). Корневые системы растений песчаной пустыни Каракумов, их распределение и взаимоотношения с экологическими условиями. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 1, 1. — Петров М. П., Е. А. Клюшкин. (1962). Охрана природы и заповедники Туркмении. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. нов., 3. — Попов К. П. (1971). О распределении тонких корней фисташки (*Pistacia vera* L.) по почвенным профилям. Лесоведение, 1. — Попов Н. Г. (1957а). О распространении и некоторых фитоценологических особенностях фисташки Таджикистана. Изв. отд. естеств. наук АН ТаджССР, 18. — Попов Н. Г., (1957б). Классификация фисташковых насаждений юго-западного Таджикистана. Изв. отд. естеств. наук АН ТаджССР, 24. — Пряхин М. И. (1962). Сезонная смена аспектов основных типов фисташников южного Памиро-Алая. Бот. ж., 47, 4. — Ровский В. М., И. К. Тросько, М. С. Гершун. (1951). Культура орехоплодных пород. Научн. тр. Среднеаз. НИИ лесн. хоз., 1—2. — Сиво有ракша Г. С. (1937). Фисташковые рощи Баба-Тага. Соц. наука и техн., 12. — Смольский Н. В., И. П. Смирнов. (1931). Фисташники Бадхыза. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 26, 4. — Сперанский В. Г. (1936). Развитие плодоводства в Таджикистане. — Шавров Н. И. (1914). Материалы по изучению помологии Туркестанского края. Вестн. садовод., плодовод. и огородничества, 5.

Бадхызский государственный заповедник,
Туркменская ССР, г. Кушка.

Получено 26 VI 1974.

УДК 930.26 : 58 (470.41)

В. В. Туганаев, В. И. Фролова

БОТАНИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ ИЗ ГОРОДИЩА БИЛЯР (XI—НАЧАЛО XIII вв. н. э.), ТАТАРСКАЯ АССР

V. V. TUGANAEV, V. I. FROLOVA. BOTANICAL MATERIALS FROM BILYAR TOWN RUINS (XI—BEGINNING OF XIII CENTURIES A. D.), TATAR A. S. S. R.

Авторами статьи в ботанических материалах XI—начала XIII вв. из столицы домонгольской Булгарии — Биляра — обнаружены плоды и семена 61 вида культурных (пшеница, просо, полба, ячмень и др.), дикорастущих (малина, лещина, калина и др.) и сорнополевых (марь белая, пикульник ладанниковый, подмаренник цепкий, неслия метельчатая, горец вьюнковый и др.) растений. Делается вывод о сравнительно высоком уровне земледелия у булгар.

С X по XIV в. на Средней Волге около 500 лет существовало могущественное по тем временам государство — Волжская Булгария; Биляр — столица домонгольской Булгарии, — полностью разрушенный татаро-монголами в 1236 году, является в настоящее время объектом исследования казанских археологов. Летом 1972—1973 гг. в раскопках принимали участие ботаники Казанского университета. В культурном слое возраста XI—XII и начала XIII веков обширного хозяйственного двора при крупном каменном здании, расположенном в центре городища, были обнаружены плоды и семена самых различных растений, главным образом культивируемых видов и сопровождающих их сорняков. Ботаническому анализу были подвергнуты 50 образцов, являющихся выборкой материала из указанного культурного слоя. Вес каждого образца вместе с землей и другими примесями (кусочки камней, осколки разбитых глиняных сосудов, обгоревшая древесина и др.) 400—500 г. Из одного образца после удаления земли и других примесей мы, как правило, получали около 200 см³ семян; поэтому, если семена не содержали примесей, образцы брались объемом 200 см³. Для извлечения семян образцы просеивались через систему сит с диаметром отверстий от 10 до 0.5 мм по методике А. П. Расиньш (1959). Просмотр образцов и выборка плодов и семян произведена под бинокулярным микроскопом МБС-1. Определение растений по их плодам и семенам проведено по руководствам П. В. Ленькова (1932), В. Н. Доброхотова (1961), Н. А. Майсуряна (1964), Н. Я. Каца, С. В. Кац, М. Г. Кипиани (1965), по книгам: «Сорные растения СССР» (1934—1935), «Культурная флора СССР» (1935—1937) и по коллекции семян, имеющихся на кафедре ботаники Казанского университета.

Из полевых культурных растений часто и в значительном количестве встречаются зерновки пшеницы *Triticum aestivum* L., проса *Panicum miliaceum* L., полбы *Triticum dicoccon* Schrank, ячменя *Hordeum vulgare* L. и пшеницы твердой *Triticum durum* Desf. Зерновки ржи *Secale cereale* L., овса *Avena sativa* L. и семена льна *Linum usitatissimum* L., хотя и найдены во многих образцах, редко преобладают над другими растениями. Остальные виды — чечевица *Lens esculenta* Moench, горох *Pisum sativum* L., вика *Vicia sativa* L., конопля *Cannabis* sp., гречиха *Fagopyrum esculentum* Moench — являются редкостью.

Из огородных культур обнаружены семена огурца *Cucumis sativus* L. В некоторых образцах встречаются семена малины *Rubus idaeus* L., калины *Viburnum opulus* L., яблони *Malus* sp., орехи лещины *Corylus avellana* L., косточки вишни *Cerasus* sp. и желуди дуба *Quercus robur* L.

В анализированных зерновых материалах выявлен 41 вид полевых сорняков, из которых 5 видов (*Chenopodium album*,[1] *Galeopsis ladanum*, *Galium aparine*, *Neslia paniculata*, *Polygonum convolvulus*) наиболее обильно засоряют семена культурных растений. Несколько реже перечисленных сорняков встречаются плоды и семена *Agrostemma githago*, *Camelina* sp., *Elisanthe noctiflora*, *Galeopsis* sp., *Setaria viridis*, *Thlaspi arvense*. Остальные виды *Achillea millefolium*, *Barbarea vulgaris*, *Brassica campestris*, *Chenopodium hybidum*, *Ch. polyspermum*, *Cichorium inthybus*, *Convolvulus arvensis*, *Echinochloa crus-galli*, *Euphorbia virgata*, *Galeopsis speciosa*, *Hyoscyamus niger*, *Lappa major*, *Lappula myosotis*, *Lithospermum arvense*, *L. officinale*, *Malva pusilla*, *Melandrium album*, *Polygonum aviculare*, *P. hydropiper*, *Rumex acetosella*, *R. confertus*, *Setaria glauca*, *Silene* sp., *Spergula* sp., *Stachys neglecta*, *Trifolium repens*, *Vicia hirsuta*, *Vicia* sp., *Viola arvensis*, *V. tricolor* — встречаются единично.

Данные проведенных исследований позволяют сделать следующие выводы.

1. Земледелие в районе городища Биляр в XI—XIII вв. стояло на сравнительно высоком для того времени уровне, о чем свидетельствует богатый ассортимент возделываемых культур.

2. Рожь посевная, по всей вероятности, была сопровождающим другие культуры растением, а специально не возделывалась. На это указывают отсутствие среди сорных растений типичных озимых видов и нечастое нахождение зерновок ржи в ассортименте семян не только городища Биляр, но и других археологических памятников на территории Татарской АССР (Булгары, Рождествено, Шолом, Балымеры) (Смирнов, Мерперт, 1954; Кирьянов, 1958; Туганаев, 1972).

3. Присутствие в ряде случаев в значительном количестве в археологических зерновых материалах твердой пшеницы говорит о наличии у билярцев переложно-залежной системы земледелия, так как имеется тесная связь между возделыванием указанной культуры и переложно-залежной системой земледелия (Вавилов, 1922).

---

[1] Латинские названия сорных растений даны по книге П. Ф. Маевского (1964).

4. Билярцы были знакомы с огородничеством и садоводством, на это имеется указание и у историков (Воробьев, 1953).

5. Существенных изменений в составе сорных растений полей Закамья Татарии, где находилось городище Биляр, за последние 8—10 столетий не произошло. Так, практически все виды, приведенные нами в списке, за исключением, по-видимому, случайных (например, *Chenopodium hybridum*, *Lithospermum officinale*) и в настоящее время являются компонентами агрофитоценозов.

Авторы благодарят за постоянное содействие и внимание к работе А. Х. Халикова.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1922). Полевые культуры юго-востока. — Воробьев Н. И. (1953). Казанские татары. — Доброхотов В. Н. (1961). Семена сорных растений. — Кац Н. Я., С. В. Кац, М. Г. Кипиани. (1965). Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. — Кирьянов А. В. (1958). К вопросу о раннеболгарском земледелии. Матер. и исследов. по археол. СССР, II, 61. — Культурная флора СССР. (1935—1937). I—IV. — Леньков П. В. (1932). Семена полевых сорных растений Европейской части СССР. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы Европейской части СССР. — Майсурян Н. А. (1964). Растениеводство. — Расиньш А. П. (1959). Материалы к истории культурных и сорных растений на территории Латвийской ССР до XIII в. н. э. Растительность Латвийской ССР, II. — Смирнов А. П., Н. Я. Мерперт. (1954). Из далекого прошлого народов Среднего Поволжья. В кн.: По следам древних культур. От Волги до Тихого океана. — Сорные растения СССР. (1934—1935). I—IV. — Туганаев В. В. (1972). Материалы по истории культурных и сорных растений Среднего Поволжья. Бот. ж., 57, 5.

Казанский
государственный университет.

Получено 19 II 1974.

УДК 581.543 : 577.73 : 582.542

О. А. Беданокова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РИТМА СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП *STIPA PENNATA* L.

O. A. BEDANOKOVA. SOME PECULIARITIES OF SEASONAL DEVELOPMENT RHYTHM IN DIFFERENT AGE GROUPS OF *STIPA PENNATA* L.

Ритм сезонного развития трех возрастных групп *Stipa pennata* в Наурзумском заповеднике (Казахстан) сходен в общих чертах, что позволяет виду выступать в ценозе в качестве физиономически цельной структурной единицы. Однако в ходе органообразовательной деятельности конусов нарастания ювенильных, генеративных и сенильных особей имеются существенные рзличия.

При изучении ритма сезонного развития растений зональных и интразональных сообществ разных ботанико-географических зон СССР по методике, разработанной И. Г. Серебряковым (1947, 1954), обычно учитываются сезонные изменения взрослых генеративных особей каждого вида. Нашей задачей было выяснить особенности ритма сезонного развития растений разных возрастных групп и установить, остается ли он стабильным в ходе большого жизненного цикла.

В качестве объекта был избран эдификатор псаммофильно-разнотравной овсяницево-перистоковыльной ассоциации песчаной степи, расположенной в северо-западной части Наурзумского государственного заповедника (Казахстан, Кустанайская область). Работа проводилась летом 1971 и 1972 гг. *Stipa pennata* L., произрастающий в песчаных степях Казахстана, с точки зрения внутривидовой систематики не изучался, поэтому в данной статье этот вид понимается в широком смысле (Флора СССР, том 2, 1934).[1]

Для исследования были взяты особи возрастных групп: ювенильные — j, средневозрастные генеративные — g_2, и сенильные — s.[2] Для краткости в дальнейшем мы будем пользоваться этими символами, предложенными А. А. Урановым (1975).

В группе ювенильных растений изучались однолетние, двухлетние и трехлетние особи. У средневозрастных генеративных и сенильных особей анализировались наиболее развитые материнские побеги парциальных кустов. Однако у сенильных растений нередко живая часть была представлена всего одним живым побегом, который и изучался.

В течение вегетационного периода регулярно отмечались сроки протекания фенофаз у растений изучаемых возрастных групп. Учитывались число листьев на побегах, начало, последовательность и степень их подсыхания, продолжительность жизни летних и зимующих листьев, время появления придаточных корней, ход цветения и плодоношения. Изучались также изменения структуры и емкости почек возобновления, степень сформированного в них побега будущего года.

Сбор растений для анализа почек и побегов проводился 1 раз в месяц в десятикратной повторности. Почки просматривались под бинокулярной лупой.

Для каждого побега определялось общее число развитых фитомеров, число и размеры ассимилирующих листьев, строение и емкость верхушечных почек.

Полученные данные о ритме развития побегов трех возрастных групп особей *Stipa pennata* оформлены в графики (рис. 1) по способу, рекомендованному Серебряковым (1947, 1954).

Результаты детального анализа побегов почек, выполненного по методике Н. Г. Рытовой (1967), показаны на рис. 2 и 3.

Монокарпические побеги ковыля перистого развиваются в основном по типу трициклических, но могут быть ди- и полициклическими.

Рост листьев у всех растений *S. pennata* начинается в третьей декаде апреля, сразу же после полного схода снега (рис. 1). Судя по нашим подсчетам и измерениям, группы j и s достигают максимального развития ассимилирующей поверхности одновременно, в первой декаде июня, после чего листья весенней генерации начинают постепенно подсыхать с верхушки и полностью отмирают у ювенильных и сенильных растений ковыля во второй декаде сентября (рис. 1). У группы g_2 максимальное развитие зеленых листьев на генеративных побегах приходится на конец мая, а на вегетативных — на конец второй декады июня. Весенняя генерация листьев вегетативных побегов группы g_2 вегетирует дольше других, так как основания листовых пластинок и влагалища листьев остаются зелеными до первого снега. Летне-осенняя генерация листьев, остающихся зелеными в зимний период, появляется у растений группы j и вегетативных побегов g_2 одновременно, в первых числах августа, а у побегов, переходящих в текущем году в генеративную фазу, и сенильных растений на 3—4 недели позже. Летнего перерыва вегетации в изученных возрастных группах j, g_2, s не наблюдалось.

Перезимовавшие листья (листья второй, летне-осенней генерации) у группы g_2 засыхают полностью к середине мая, у двух других групп — в начале июня. По-видимому, это различие связано с коррелятивными отношениями между развивающимися молодыми побегами и старыми листьями. У группы g_2 уже в конце апреля—начале мая начинается цветение генеративных побегов, быстрое удлинение их междоузлий. Для роста листьев, стебля и соцветия требуется много пластических веществ, и частично они получают их за счет быстрой реутилизации веществ живых перезимовавших листьев. У группы j и s цветение отсутствует (сообразно с их возрастным состоянием), развитие новых весенних листьев идет медленнее, междоузлия не вытягиваются; очевидно, поэтому, листья летне-осенней генерации дольше остаются живыми, их запасные вещества не реутилизируются.

---

[1] Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР» (1934).

[2] Возрастные группы выделены и описаны Л. И. Воронцовой (рукопись, 1971) и Н. Ф. Михайловой (устное сообщение).

В условиях Наурзумской степи ковыль перистый — летне-зимнезеленый вид. Продолжительность жизни зимующих листьев летне-осенней генерации 10—11 месяцев, а листьев весенней генерации — всего 4—5 месяцев.

За вегетационный период у ювенильных растений и вегетативных побегов средневозрастных генеративных особей вырастает обычно 3 листа, последний из которых, начавший рост в августе, целиком зимует.

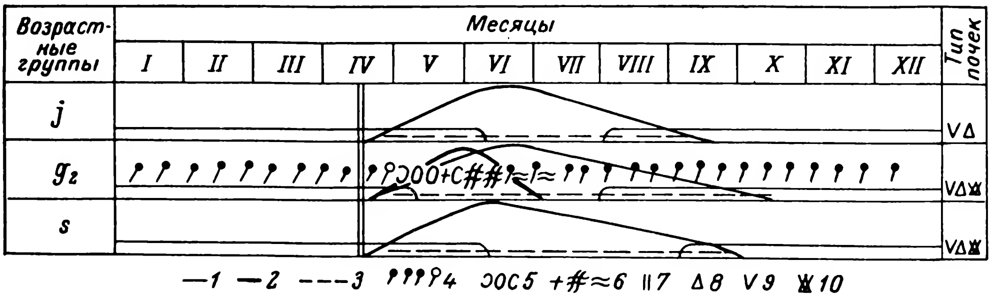


Рис. 1. Сезонное развитие возрастных групп j, g_2 и s *Stipa pennata* L.

1 — изменение ассимилирующей поверхности вегетативных побегов; *2* — то же у генеративных побегов; *3* — образование зачатков зеленых листьев; *4* — образование зачатков соцветий и цветков; *5* — начало, разгар и окончание цветения; *6* — плодоношение, созревание семян и обсеменение; *7* — время полного схода снега; *8* — закрытые почки; *9* — открытые почки; *10* — пролептически раскрывающиеся почки.

У побегов, переходящих в текущем году в генеративную фазу и закладывающих в верхушечной почке соцветие (цвести они будут следующей весной, после перезимовки), за вегетационный период образуется 4 листа, из которых 3 к зиме отмирают, четвертый зимует. То же наблюдается у побегов сенильных особей. Судя по данным М. А. Борисовой (1960), в Стрелецкой степи (Курская область) средневозрастные генеративные растения ковыля перистого образуют за вегетационный период столько же листьев; разница во времени их развертывания в сравнении с тем, что мы наблюдали в Наурзумской степи, незначительная, за исключением последнего, зимующего листа.

На рис. 2 видно, что развертывание листьев и заложение новых листовых зачатков на конусе нарастания у побегов изученных групп j, g_2 и s происходит различно.

У побегов ювенильных особей зимующие верхушечные почки (рис. 2, j, 25 IX) имеют в среднем 4 листовых зачатка. В течение лета 3 из них обычно развертываются, но параллельно с этим закладываются 3 новых листовых зачатка. Один из прошлогодних листовых зачатков обычно остается в почке в виде «резервного» (рис. 2, j, листовой зачаток № 4); он развертывается только после второй перезимовки. Такой процесс повторяется, вероятно, неоднократно, судя по исследованиям двухлетних и трехлетних особей.

У побегов средневозрастных генеративных растений примерно такая же синхронность в развертывании листьев и заложении листовых зачатков, что и у побегов группы j. Емкость верхушечной почки вегетативных побегов осенью составляет 4—5 зачатков; при этом может быть «резерв» из 1—2 зачатков, зимующих в одной почке дважды. Естественно, что у побегов, закладывающих соцветие, все их листовые «резервы» впоследствии реализуются сразу. Борисова (1960) в Стрелецкой степи отмечает, что емкость верхушечной почки у вегетативных побегов группы g_2 равна 3—4 листовым зачаткам.

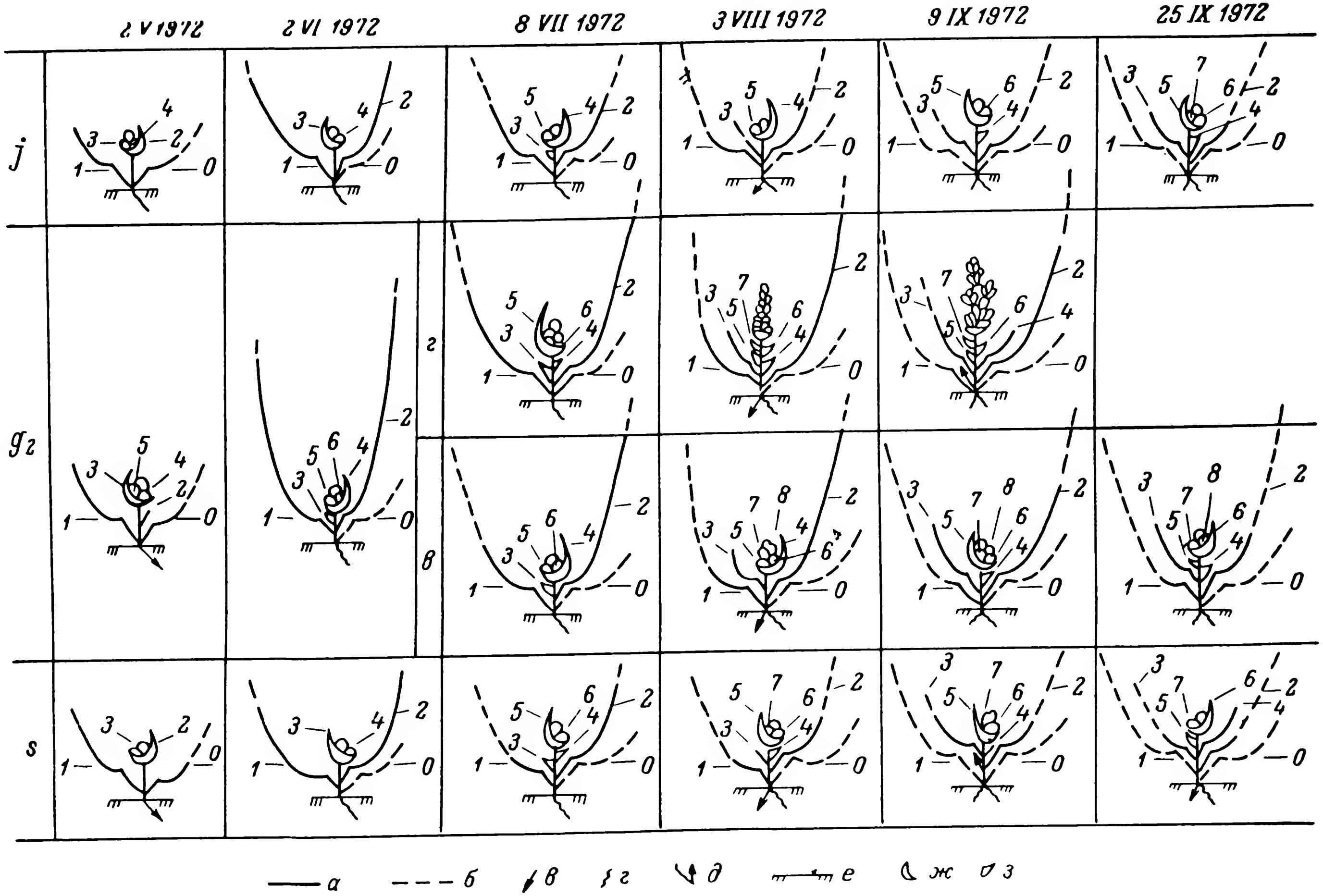


Рис. 2. Изменение числа зеленых листьев и емкости верхушечных почек у побегов *Stipa pennata* L. возрастных групп j, g_2в и s.

а — живая часть листа; *б* — отмершая часть листа; *в* — начало роста придаточного корня; *г* — растущие придаточные корни; *д* — проросшая боковая почка; *е* — граница прироста побега текущего года; *ж* — колпачковый примордий; *з* — растущие колпачковые листья в почке; **g_2 в** — вегетативные побеги средневозрастных генеративных растений; **g_2 г** — генеративные побеги этих же растений. *Арабские цифры* обозначают порядок образования листьев текущего года: *0* — перезимовавший прошлогодний лист. У побегов j, **g_2** b и s цифры *1, 2* — весенние листья; *3* — летне-осенний лист. У побегов **g_2 г** цифры *1, 2* — весенние листья, *3, 4* — летне-осенние листья.

Соцветие в верхушечной почке начинает формироваться в июне; число новых метамеров, составляющих ось соцветия, нарастает довольно быстрыми темпами. В начале июля четко различаются генеративные и вегетативные побеги будущего года (рис. 2, g_2, 2 VII).

В верхушечных почках побегов сенильных особей «резерва» листовых зачатков нами не обнаружено. Емкость зимующей почки в среднем составляет 3 листовых зачатка, а за вегетационный сезон развертывается до 4 листьев.

Таким образом, у сенильных особей один лист закладывается уже в год развертывания. Нами отмечено увеличение емкости верхушечной почки двух- и трехлетних побегов сенильных особей в августе по сравнению с зимующей почкой (рис. 2, s, 3 VIII; рис. 3). Возможно, это связано с «попыткой» перехода конуса нарастания к формированию соцветия и частично отражает былую ритмику органообразования, характерную для побегов генеративного возрастного состояния; однако заложившиеся «лишние» 1—2 фитомера не становятся членами оси цветения, а реализуются в зеленые листья, если погодные условия способствуют этому.

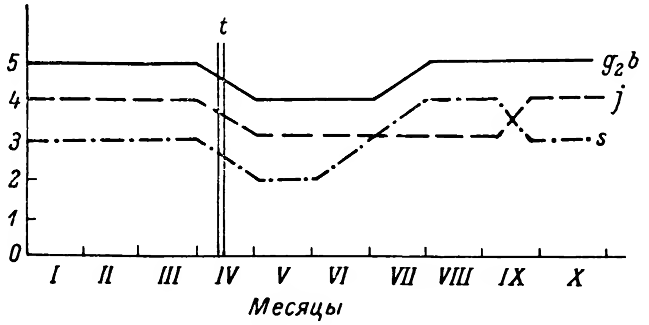


Рис. 3. Изменение емкости верхушечных почек у побегов возрастных групп j, g_2 *b* и s *Stipa pennata* L. в течение вегетационного периода 1972 года.

t — время полного схода снега; *по оси ординат* — число листовых зачатков; g_2 *b* — вегетативные побеги средневозрастных генеративных растений.

Итак, в конце сентября емкость открытых верхушечных почек у побегов растений разных возрастных групп оказывается различной (рис. 2 и 3). У ювенильных растений в этих почках зимует в среднем 4 листовых зачатка, у сенильных — 3, у вегетативных побегов g_2 — 4—5. В почках генеративных побегов будущего года заложены все листья соломины (3) и соцветие (на этапе формирования отдельных цветков).

Пазушные зрелые почки обычно зимуют закрытыми, но у средневозрастных и сенильных растений они могут иногда осенью пролептически раскрываться.

Раннее цветение ковыля перистого связано с тем, что он принадлежит к группе растений, в зимующих почках которых цветоносный побег будущего года сформирован полностью (1-я группа по Серебрякову, 1947, 1952). Начало формирования соцветия будущего года в почке отмечено уже в июне (рис. 1).

Цветение ковыля перистого в Наурзумской степи длится около месяца. В это время цветонос интенсивно растет, а пушистые ости создают аспект в ассоциации. В 1971 и 1972 гг. мы наблюдали закрытое цветение *S. pennata*, а Л. Б. Заугольнова (устное сообщение) в 1973 г. отметила у некоторых особей и открытое цветение. Созревают зерновки ковыля в течение 3—4 недель. В первой декаде июля генеративные побеги засыхают, и вскоре заканчивается обсеменение.

Интенсивность цветения особей *S. pennata* в 1971 г. была меньше, чем в 1972 г. В псаммофильно-разнотравной овсяницево-перистоковыльной ассоциации В 1971 г. мы наблюдали цветение только единичных особей ковыля, т. е. год был «не ковыльным». В 1972 г. цветение было более массовым, но не таким обильным, как в 1970 г. (по наблюдениям сотрудников Проблемной биологической лаборатории Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина). Слабое цветение ковыля и других злаков наблюдала А. Т. Рахманина в 1960 г. в степном житняково-ковыльном фитоценозе Терско-Кумской низменности. Там в этот год «многие дерновинные злаки в течение всего сезона только вегетировали (*Stipa capillata*, *Agropyron sibiricum*, *Koeleria gracilis*). И. В. Борисова и Т. А. Попова (1971) отмечают, что в сухом 1959 году ковылок *Stipa lessingiana* в тонковатополынно-типчаково-ковылковом сообществе совсем не цвел. По-видимому, одной из причин ослабления цветения или его отсутствия являются неблагоприятные погодные условия во время формирования соцветия, т. е. в год, предшествующий цветению *S. pennata*.

Отрастание новых придаточных корней у *S. pennata* нами отмечено дважды за вегетационный сезон: весной и летом (рис. 2). Это связано с наибольшей влажностью почвы: весной после схода снега и летом после выпадения осадков. Образование корневой системы *S. pennata* в благоприятный (по влажности почвы) период года отмечен М. А. Борисовой (1960), а у некоторых других злаков — И. В. Красовской (1950).

Подводя итог изложенному выше, мы приходим к следующим выводам.

1. Сроки прохождения фенофаз у ювенильных, средневозрастных генеративных и сенильных растений *Stipa pennata* в целом сходны; однако при детальном анализе можно заметить некоторые различия в соотношении органообразовательной деятельности конуса нарастания и развертывания уже заложенных листовых зачатков, связанные с возрастным состоянием растений.

2. У побегов сенильных растений наблюдается некоторое увеличение числа листовых зачатков на конусе нарастания верхушечной почки в июле—августе, а также образование несколько большего числа листьев за вегетационный период; вероятно, это связано с остаточной тенденцией сенильных растений к образованию соцветий. Заложившиеся «лишние» примордии дифференцируются в зеленые листья.

3. *S. pennata* относится к 1-й группе по классификации И. Г. Серебрякова (1952), так как соцветия у этого вида начинают закладываться в год, предшествующий цветению.

4. Благодаря сходному в общих чертах ритму сезонного развития возрастных групп j, g_2, s *Stipa pennata* выступает в ценозе как физиономически цельная структурная единица. Это особенно важно для вида-эдификатора, каковым является ковыль перистый в степных ассоциациях Наурзумского государственного заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова М. А. (1960). Побегообразование у некоторых видов злаков Стрелецкой степи Курской области. Уч. зап. Московск. гор. пед. инст., 57, 4. — Борисова И. В., Т. А. Попова. (1971). Возрастные этапы формирования дерновины степных злаков. Бот. ж., 56, 5. — Воронцова Л. И. (1971). Онтогенез *Stipa pennata* L. Рукопись. Библ. Проблемн. биол. лабор. МГПИ им. В. И. Ленина. — Красовская И. В. (1950). Закономерности строения корневой системы хлебных злаков. Бот. ж., 35, 4. — Рахманина А. Т. (1960). Ритм развития растений некоторых фитоценозов Терско-Кумской низменности и экологические факторы среды. Бот. ж., 45, 1. — Рытова Н. Г. (1967). Рост листьев вегетативных побегов и формирование куста овсяницы *Festuca rubra* L. в год посева. Бот. ж., 52, 8. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме развития растений подмосковных лесов. Вестн. МГУ, сер. биол., 6. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебряков И. Г. (1954). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. Докл. на совещ. по стационарн. геобот. исследованиям. М.—Л. — Уранов А. А. (1975). Возрастной спектр ценопопуляций, как функция временных и энергетических волновых процессов. Вестн. высш. школы, Биол. науки, 2.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина.

Получено 21 III 1973.

УДК 581.543 [581.526.45 : 581.526.53]581.524.44

Хоанг Тьюнг

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ЛУГОВО-СТЕПНОГО ФИТОЦЕНОЗА

HOANG THUNG. SEASONAL DYNAMICS OF THE VERTICAL STRUCTURE OF OVERGROUND PART OF MEADOW-STEPPE PHYTOCOENOSIS

В статье прослеживаются закономерности динамики развития отдельных органов растений и накопления надземной массы у лугово-степных видов, их распределение по вертикальному профилю в течение вегетационного периода; выделены три типа накопления растительной массы и три типа изменения листовой поверхности. Анализируется величина общей поверхности листьев всех растений изученного сообщества.

Исследование структуры фитоценозов имеет важное значение для познания закономерностей образования биологической продукции. Структура сообществ обусловливает перераспределение и в конечном счете возможность использования растениями ресурсов внешней среды — солнечной радиации, влаги, минерального питания и т. д., особенно ярко выражена зависимость между вертикальной структурой ценоза и его радиационным режимом, между сезонной динамикой растительности и режимом почвенной влаги. Собственно говоря, динамика вертикальной структуры сообщества является единым комплексом приспособлений к водно-радиационному режиму среды. Поэтому наиболее интересно изучать вертикальную структуру в динамике в течение всего вегетационного периода и притом с учетом отдельных видов, составляющих травостой.

Такого рода исследования весьма трудоемки и поэтому до настоящего времени выполнялись главным образом на посевах или одновидовых травостоях, работ же по естественным ценозам мало (Ларин, Годлевская, 1949; Работнов, 1950; Алексеенко, 1964, 1967). Во многовидовых и полидоминантных сообществах луговой степи такого рода работы проводятся впервые. Для постановки нашего исследования имелась хорошая научная база — работа А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1966), изучавшей динамику и вертикальную структуру сообществ без разделения на виды, и работа В. Д. Утехина (1973), исследовавшего динамику видового состава лугово-степных фитоценозов и их вертикальную структуру в момент максимума развития.

Наша работа проводилась с мая 1972 г. по сентябрь 1973 г. в Центрально-Черноземном заповеднике им. проф. Алехина в Курской области. В качестве пробной площади был выбран участок некосимой луговой степи на водоразделе, относящийся к ковыльно-прибрежнокостровой ассоциации. Площадь участка — 120 м^2. Учет проводился на площадках 50×50 см в июне, июле, августе в шестикратной, а в мае, сентябре, ноябре в четырехкратной повторности. Затем по методу Т. А. Работнова (1950) травостой последовательно срезался сверху вниз через каждые 10 см без нарушения его первоначального положения; срезанные растения в свежем состоянии разбирались на опад, зеленую массу, а последняя — по видам. Зеленая масса каждого вида разделялась на три фракции: листовые пластинки, стебли и черешки листьев, генеративные органы. Опад разделялся на две фракции: отмершие растения и сухие части растений. Сухими мы называем мертвые части растений, которые еще сохранили связь с живыми растениями. Отмершими мы называем мертвые растения, стоящие или лежащие на поверхности почвы.

Изменение вертикального распределения массы надземных органов в течение сезона вегетации показано на рис. 1 и 2. Накопление зеленой массы в начале вегетационного периода (в мае) происходит в приземном слое, потом в слое 10—20 см и в более высоких. Вообще накопление зеленой массы идет в двух направлениях: а) увеличивается концентрация ее в нижних горизонтах и б) все большее количество растительной массы

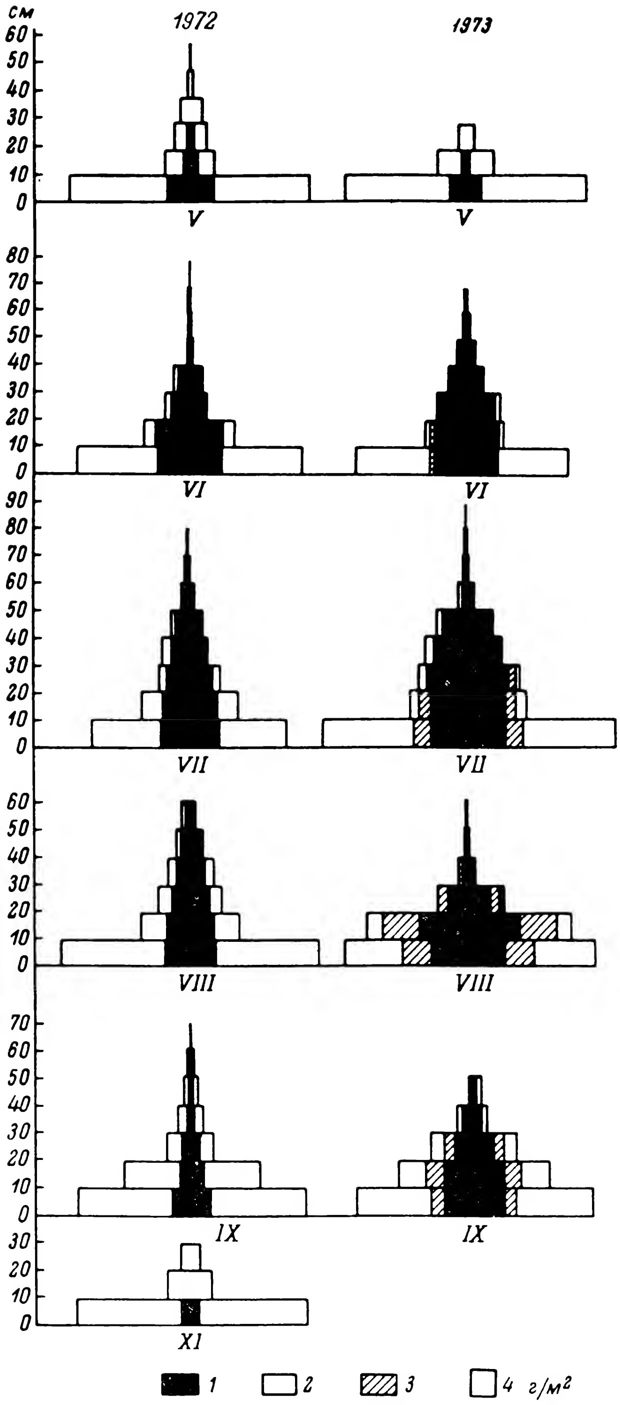


Рис. 1. Вертикальное распределение надземной массы растений (в мае—ноябре).

1 — зеленая масса; *2* — отмершие части растений; *3* — сухие части растений.

сосредоточивается во вновь формирующихся верхних горизонтах; в результате этих процессов горизонты наибольшего сосредоточения зеленой массы меняются. Что касается опада, то в первые месяцы вегетационного

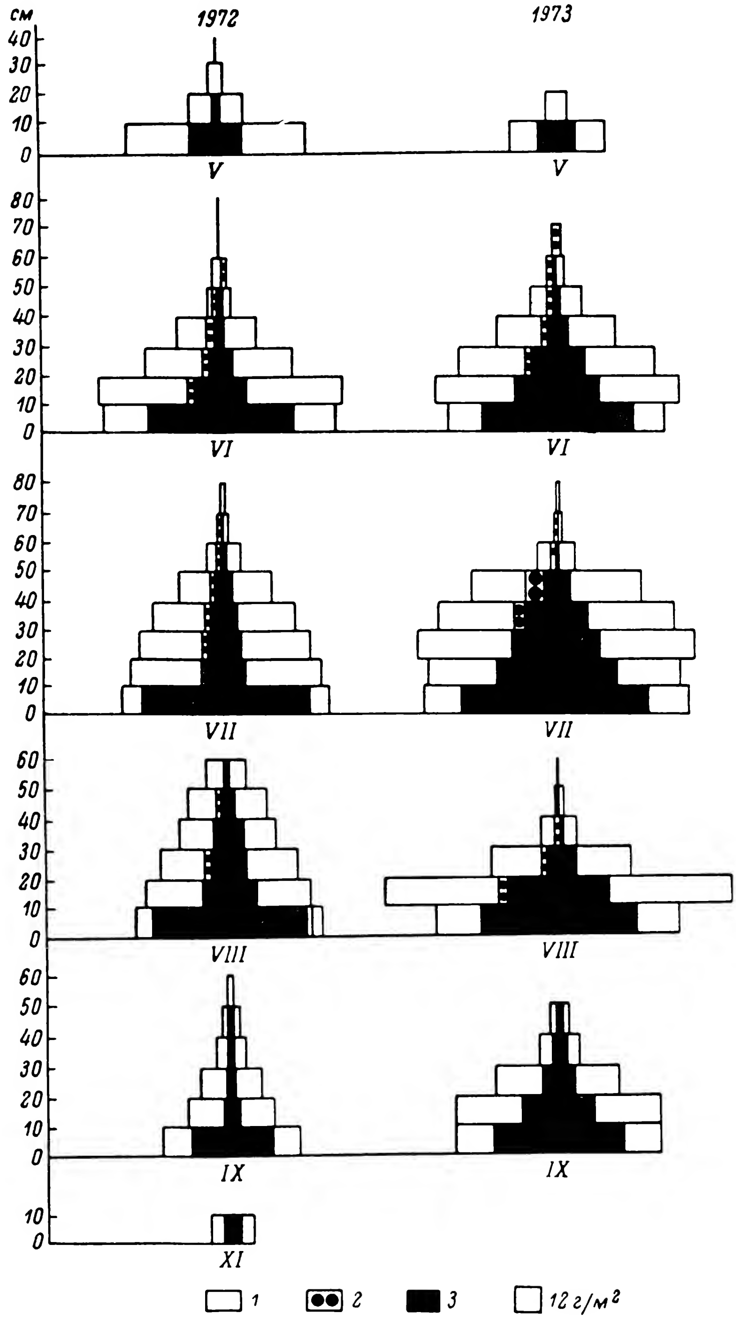


Рис. 2. Вертикальное распределение надземной массы растений (в мае—ноябре).

1 — листья; *2* — генеративные органы; *3* — стебли.

сезона понижается высота его распределения и уменьшается масса в приземном слое. С августа и до конца сентября уровень концентрации зеленой массы понижается; в сентябре она сосредоточена в приземном слое, в это время концентрация опада повышается в горизонтах 0—10 и 10—20 см.

Перейдем теперь к анализу динамики размещения отдельных органов растений луговой степи. В мае фитомасса расположена главным образом в приземном слое (от 70 до 85% в слое 0—10 см) листья составляют от 48 до 56% всей зеленой массы. В июне масса стеблей в основном сосредоточена в слое 0—30 см, листьев — в слое 0—40 см (особенно в слое 10—20 см). В июле одновременно с распространением вверх массы стеблей увеличивается и масса листьев, которые располагаются на высоте от 0 до 60 см (особенно много листьев в слое 20—30 см), а генеративные органы сосредоточены в горизонтах от 20 до 60 см. Наши данные подтверждают наблюдения Семеновой-Тян-Шанской (1966), показавшие, что именно в это время наиболее четко выражена вертикальная структура травостоя, так как в июле большинство органов растений достигает апогея своего развития и максимальной высоты. В августе высота растений уменьшается, листья бывают сосредоточны главным образом в горизонтах 10—20 см (от 15.2 до 29.6%), стебли — в слое 0—30 см (от 31.7 до 36.8%), а генеративные органы — в слое 10—30 см; понижение высотного уровня концентрации зеленой массы в нижних горизонтах в августе происходит из-за второго прироста растений и развития поздновегетирующих видов. В сентябре масса листьев и стеблей сосредоточена в горизонтах 0—30 см, а в ноябре в приземном слое, причем зеленая масса составляет 4.4% всей массы надземных органов, масса листьев — 56.2% от общего веса зеленой массы.

Итак, развитие вертикального профиля фитомассы характеризуется следующими чертами: а) увеличение массы с мая по июль происходит не только за счет роста в высоту, но и за счет увеличения количества ее в нижних горизонтах; количество фитомассы достигает максимума в июле; б) зеленая масса сосредоточена главным образом в слое от 0 до20—30 см; в) отмирание побегов начинается в июне, а массовое отмирание происходит в августе; в это время зеленая масса травостоев резко уменьшается, особенно в верхних горизонтах.

Изменение концентрации массы отдельных органов растений в разных горизонтах с течением времени зависит от: 1) сезонных изменений количественного соотношения растений разных видов в сообществе; 2) увеличения высоты растений; 3) хода отмирания растений и 4) величины вторичного прироста растений.

Рассмотрим динамику вертикального распределения растений основных видов изучаемого сообщества. Эти виды, приведенные в табл. 1, давали в разные годы от 82 до 99% общего сухого веса зеленой массы. Анализ динамики накопления массы надземных органов этих видов показывает, что этот процесс у каждого вида имеет свои особенности. Однако обнаружилось, что могут быть намечены естественные группы сходных между собой видов, и мы разделили все изученные виды на три типа накопления зеленой массы.

1. Растения стеблевого олиствения. У этих видов нарастание зеленой массы происходит главным образом в высоту. Листья располагаются преимущественно в средних горизонтах травостоя, ниже листьев почти нет или они рано отмирают; листья обычно не крупные. У этих видов мало зимнезеленых частей. К этой группе растений относятся *Vicia tenuifolia*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Asperula tinctoria*, *Orobus pannonicus*, *Bromus inermis*, *Agropyron intermedium*, *Arrhenatherum elatius* (рис. 3, *А*). Стебли у этих видов составляют до 60% всей зеленой массы.

2. Растения приземного олиствения. У этой группы видов по мере роста растений интенсивно развиваются листья, которые располагаются во всех горизонтах. Стеблей мало, они сосредоточены в приземном слое. Накопление зеленой массы происходит главным образом внутри горизонта. К этой группе относится большинство зимнезеленых видов: *Stipa pennata*, *Poa angustifolia*, *Bromus riparius*, *Carex michelii*, *C. praecox*, *Anthericum ramosum*, *Libanotis montana* (рис. 4). Стебли у этих видов составляют до 40% всей зеленой массы данного вида.

3. Растения приземно-стеблевого типа олиствения. У этих растений приземное распределение листьев сохраняется в течение всего вегетационного периода, но при развитии генеративных побегов происходит частичное перемещение фитомассы в вышерасположенные горизонты. Стебли сосредоточены главным образом в нижних горизонтах (в слое 0—10 (20) см), а листья преимущественно в верхних горизонтах. Многие виды этого типа имеют зимующие листья. Виды этой группы: *Fragaria viridis*, *Filipendula hexapetala*, *Primula veris*, *Achillea millefolium* (рис. 3, *Б*). Стебли у этой группы видов составляют 40—60% общей зеленой массы.

ТАБЛИЦА 1

Продуктивность отдельных видов и их участие в общей продуктивности фитоценоза (ковыльно-прибрежнокостровая ассоциация)

(в мг/м^2 абс. сухого вещества)

Вид	Июль 1972		Июль 1973	
	вес	в % от общего веса	вес	в % от общего веса
Poa angustifolia	22027	25.2	15468	12.0
Bromus riparius	13271	15.2	16830	13.1
Stipa pennata	5019	5.7	16658	13.0
Bromus inermis	4247	8.3	16028	12.5
Galium verum	5260	6.0	4338	3.4
Vicia tenuifolia	5526	6.3	10531	8.2
Fragaria viridis	6032	6.9	4087	3.2
Libanotis montana	2291	2.6	1785	1.3
Arrhenatherum elatius	5491	6.3	100	0.08
Agropyron intermedium	—	—	8880	7.0
Galium boreale	1147	1.3	3932	3.1
Filipendula hexapetala	723	0.8	2984	2.3
Primula veris	463	0.5	3283	2.6
Asperula tinctoria	128	0.13	1139	0.9
Carex michelii	—	—	567	0.4
Achllea millefolium	803	0.9	534	0.4
Orobus pannonicus	597	0.7	531	0.4
Antitoxicum officinale	371	0.4	378	0.3

При определении продуктивности травяной растительности принято считать, что фитомасса видов сообществ достигает максимального значения один раз в год; эта величина и принимается за годичный прирост. При изучении роли отдельных видов в ценозах и в круговороте веществ это положение нельзя принять безоговорочно.

Полученные данные по динамике массы надземных органов отдельных видов показывают, что виды различаются друг от друга по времени достижения максимума. У многих видов существует два максимума прироста, например у *Poa angustifolia*, *Bromus riparius*, *Stipa pennata*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Filipendula hexapetala*, *Achilea millefolium*, *Carex michelii*, *C. praecox*. Из этих видов первые четыре являются доминантами изученного сообщества. В то же время другие виды имеют только один прирост за лето: *Vicia tenuifolia*, *Orobus pannonicus*, *Asperula tinctoria*, *Antitoxicum officinale* и другие, однако из них только *Vicia tenuifolia* является доминантом.

Важное значение для фитоценологии имеет изучение листовой поверхности (Работнов, 1950). Нами изучались закономерности сезонной динамики листовой поверхности у главных видов лугово-степных фитоценозов. Листовую поверхность мы определяли весовым методом; коэффициенты, выражающие отношение между весом и площадью поверхности листьев (мг/см^2), с помощью которых мы рассчитывали поверхность листьев по видам, получены В. П. Кашкаровой для этого же самого участка степи.

В изученном сообществе индекс листовой поверхности (ИЛП) в июле (когда фитомасса надземных органов достигает максимума) составлял в 1972 г. 2.81, в 1973 г. 3.68. По-видимому, в этом месяце соотношение между весом листьев и весом стеблей от года к году не изменяется (в 1972 г. вес листьев составлял 57.7%; в 1973 г. — 57.4% от общей зеленой массы).

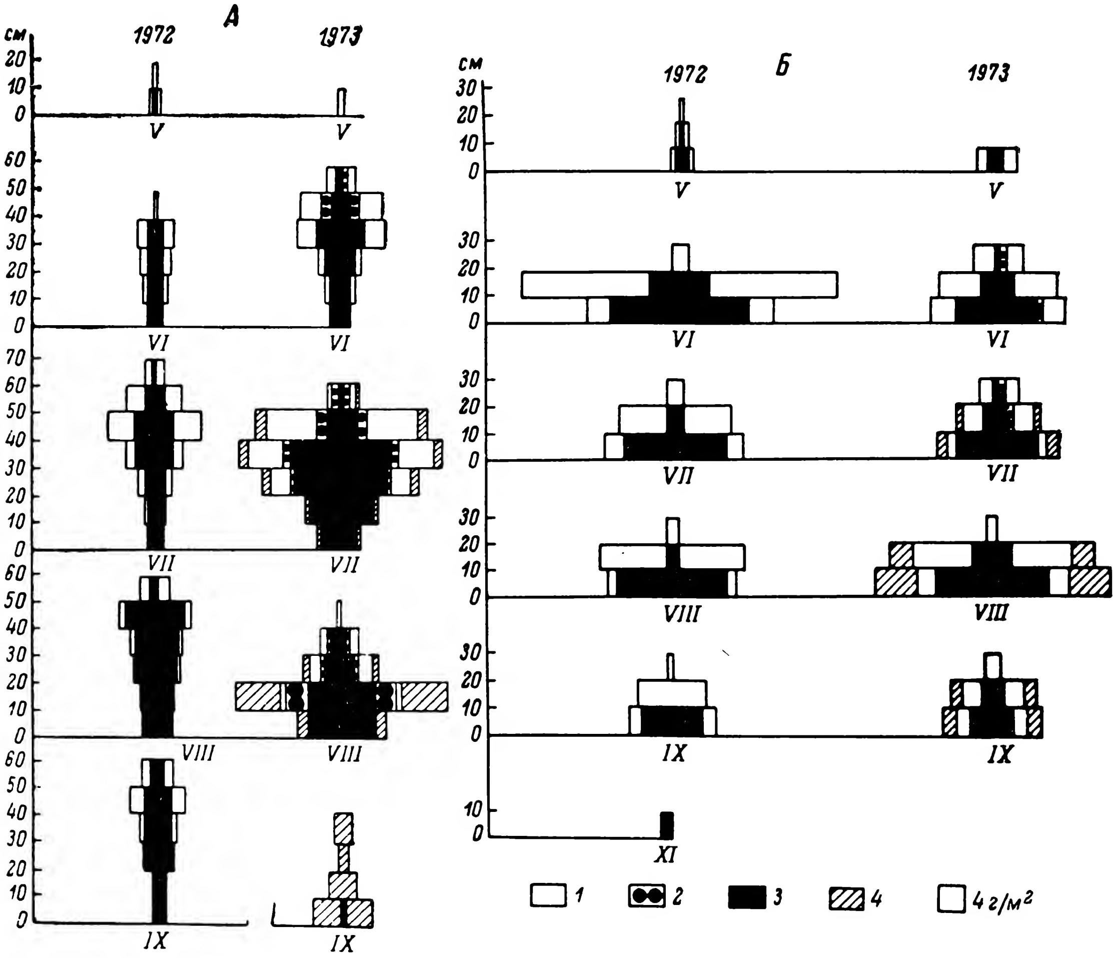


Рис. 3. Вертикальное распределение надземной массы *Vicia tenuifolia* (*А*) и *Fragaria viridis* (*Б*) в мае—ноябре.

1 — листья; 2 — генеративные органы; 3 — стебли; 4 — ветошь.

Сравнение этих данных с показателями величины листовой поверхности луговых ценозов (около 4 м² на 1 м²), который был получен Работновым (1950), показывает, что в году с высоким увлажнением луговая степь Курской области приближается по этому показателю к лугам, а в засушливом году, очевидно, — к степям. Эти данные еще раз подчеркивают ее «промежуточную» природу.

Анализ динамики листовой поверхности показывает, что по мере роста растений листовая поверхность увеличивается и по вертикали травостоя сообщества, и внутри горизонтов, а затем уменьшается. Можно различить следующие три основных типа изменения листовой поверхности.

1. Растения, у которых листовая поверхность в динамике изменяется сильнее по вертикали, чем внутри горизонтов, с каждым месяцем листовая поверхность в приземном слое уменьшается, а у многих видов отсутствует совсем; иногда она появляется вновь благодаря второму приросту. Большинство видов первого типа вертикального распределения фитомассы

относится к этому типу распределения поверхности листьев по вертикали, это *Vicia tenuifolia*, *Galium verum*, *Bromus inermis*, *Arrhenatherum elatius* и др. (рис. 5, *А*).

2. Растения, у которых листовая поверхность изменяется сильнее в пределах горизонтов, чем по вертикали. Горизонт, где находится максимум поверхности, в течение периода вегетации совсем или почти не изменяется, остается на одном и том же уровне по вертикали. Представителями этого типа являются *Fragaria viridis*, *Poa angustifolia*, *Stipa pennata*, *Galium boreale*, *Filipendula hexapetala*. Они относятся большей частью ко второму типу вертикального распределения фитомассы (рис. 5, *Б*, *Г*).

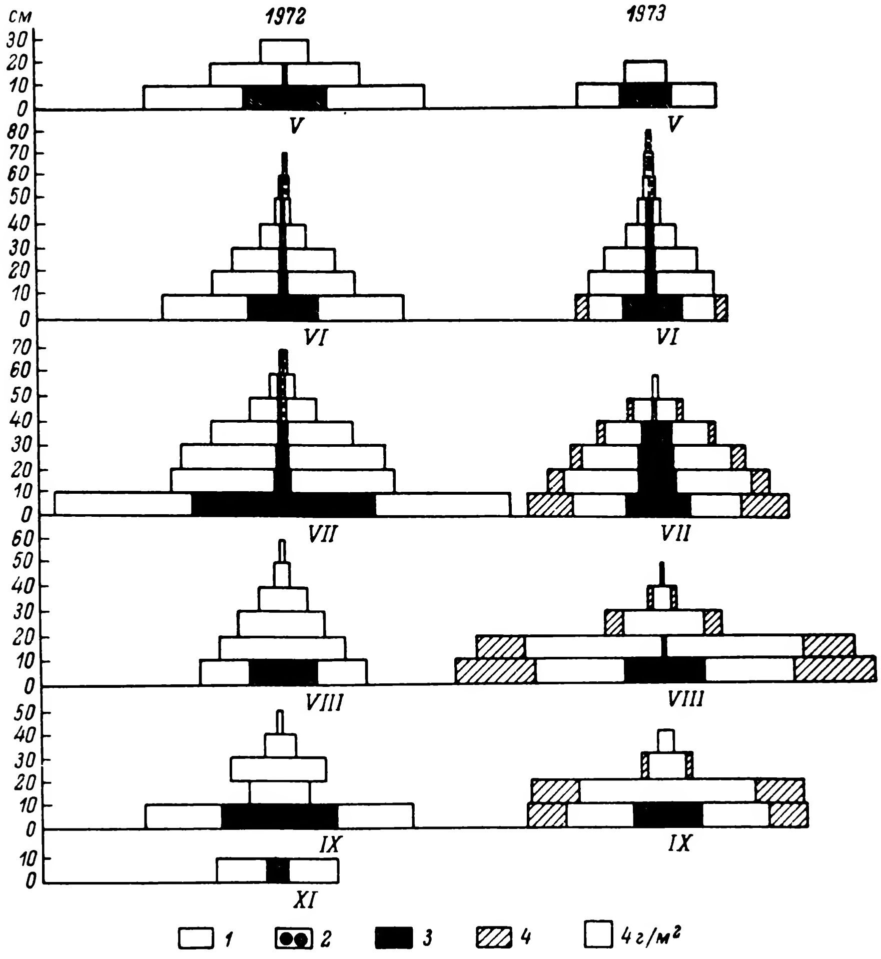


Рис. 4. Вертикальное распределение надземной массы *Poa angustifolia* в мае—ноябре.

1 — листья; *2* — генеративные органы; *3* — стебли; *4* — ветошь.

3. Промежуточный тип охватывает растения, у которых листовая поверхность изменяется и по вертикали, и в пределах отдельных горизонтов. Максимальное значение листовой поверхности наблюдается в разные месяцы в двух смежных горизонтах. Это присуще *Bromus riparius*, *Primula veris*, *Asperula tinctoria*, *Orobus pannonicus* и др. (рис. 5, *В*).

Анализ роли в сообществе видов с разными типами вертикального распределения, а также роли типов в целом можно произвести по данным табл. 1. Из таблицы видно, что по фитомассе *Poa agnustifolia* и *Bromus riparius* играют наиболее важную роль в образовании фитомассы сообщества, несколько меньшую массу имеют *Stipa pennata*, *Bromus inermis*, *Galium verum*, *Vicia tenuifolia*. Другие виды еще менее обильны.

Если рассмотреть соотношение типов по обилию (в %), то можно сказать, что растения приземного олиствения играют важную роль в сообществе, следующий тип по обилию — тип стеблевой, последний по значению тип — приземно-стеблевой.

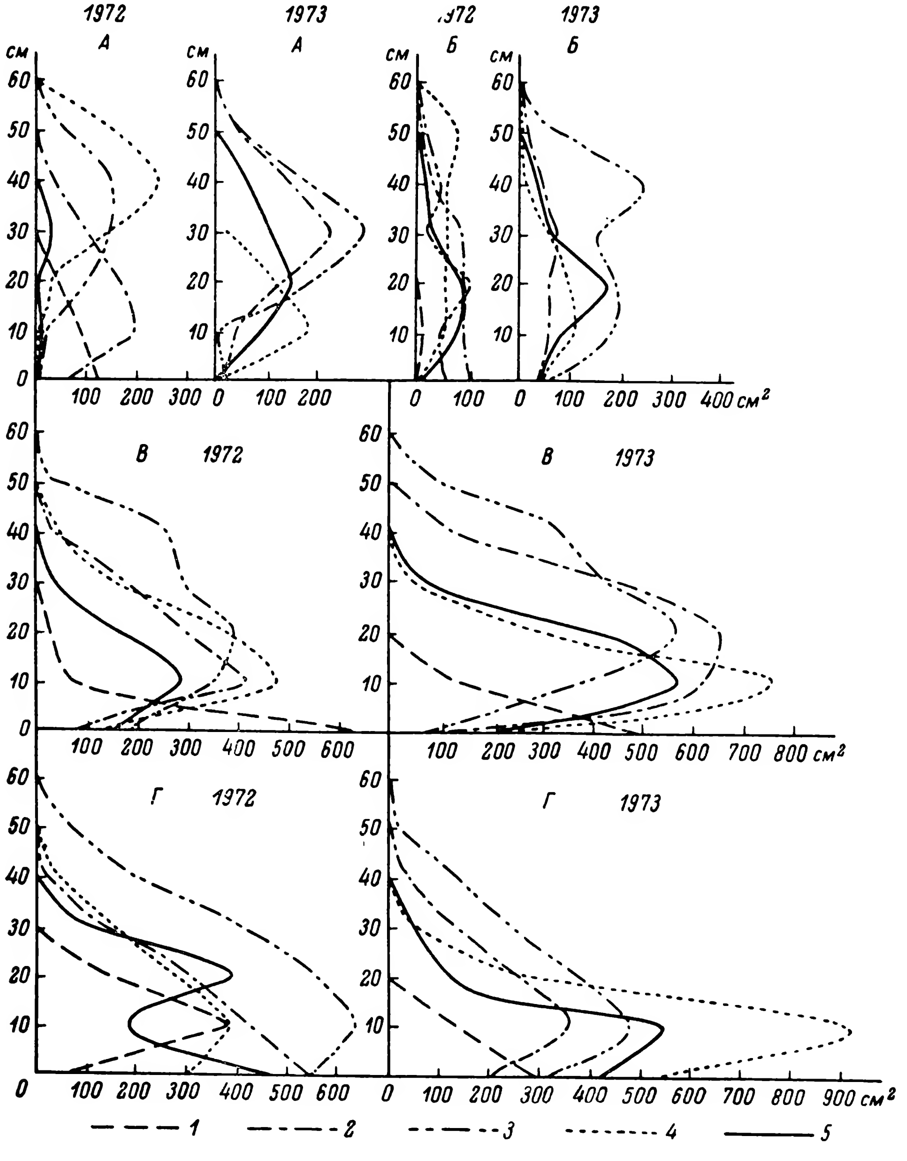


Рис. 5. Вертикальное распределение поверхности листьев.

1 — май; *2* — июнь; *3* — июль; *4* — август; *5* — сентябрь. *А* — *Bromus inermis*; *Б* — *Stipa pennata*; *В* — *Bromus riparius*; *Г* — *Poa angustifolia*.

В заключение можно отметить следующее.

1. Данные табл. 2 показывают, что в луговой степи в образовании травостоя очень велика роль листьев (от 55.5 до 76% от общей зеленой массы), в момент максимального развития растений масса листьев достигает 57% от общей зеленой массы и далее изменяется во времени. Это связано с тем, что надземная масса изученного сообщества луговой степи состоит главным образом из растений приземного олиствения. Это также указывает на близость луговой степи к настоящим лугам.

2. В более влажном году зеленая масса сообщества бывает в 1.5 раза большей по сравнению с сухим годом, однако вертикальное распределение общей массы, а также массы каждого вида не изменяется. Зеленая масса главных видов бывает наибольшей во влажные годы. Так, по наблюдениям Семеновой-Тян-Шанской (1966), *Stipa pennata* сильнее развивается в сухие годы (по аспекту и по массе), чем во влажные. По нашим же данным, во влажном году *Stipa pennata* развивается так же бурно, как и большинство других видов, причем зеленая масса *S. pennata* увеличивается почти в 2 раза.

ТАБЛИЦА 2

Процент листьев от общей зеленой массы сообщества (по месяцам)

Год анализа	V	VI	VII	VIII	IX	X
1972	76	67.2	57.7	55.5	62.3	56.2
1973	71	60	57.4	60	57	—

3. Во влажный год накопление листьев у всех типов растений происходит интенсивнее, чем накопление стеблей, и раньше образуется второй прирост.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. (1964). Некоторые проблемы изучения структуры травостоя травянистых фитоценозов. Бот. ж., 49, 7. — Алексеенко Л. Н. (1967). Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. — Ларин И. В., Т. Р. Годлевская. (1949). Структура урожая многолетних трав. Бот. ж., 43, 6. — Работнов Т. А. (1950). Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. Бюлл. МОИП, отд. биол., 55, 2. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. — Утехин В. Д. (1973). Первичная биологическая продуктивность лесостепного ландшафта (теоретические проблемы и методы исследования). Автореф. дисс.

Московский
государственный университет.

Получено 23 V 1974.

УДК 581.132 : 58 (575.4)

В. Л. Вознесенский

МАКСИМАЛЬНЫЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА РАСТЕНИЙ ЮГО-ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМОВ

V. L. VOZNESENSKY. MAXIMAL VALUES OF PHOTOSYNTHETIC RATE OF SOUTH-EAST KARAKUM DESERT PLANTS

В результате исследований дневных и сезонных изменений ассимиляции пустынных растений (21 вид) Юго-Восточных Каракумов (заповедник Репетек) установлены максимальные величины наблюдаемой и потенциальной интенсивности фотосинтеза. Самыми высокими ассимиляционными способностями как при естественных, так и при насыщающих концентрациях CO_2, обладают виды, активно вегетирующие весной — *Ferula litwinowiana*, *Smirnowia turkestana*, *Aristida karelinii*, относящиеся соответственно к семействам *Umbelliferae*, *Leguminosae* и *Gramineae*. Всем древесно-кустарниковым афильным, длительновегетирующим видам присущи невысокие интенсивности ассимиляции. Попытка оценки древности происхождения отдельных видов на основании степени увеличения интенсивности фотосинтеза при повышении концентрации CO_2 до насыщающего уровня показала, что по этому критерию к наиболее древним видам надо отнести *Ephedra strobilacea*, *Rheum turkestanicum* и *Eminium lehmannii*.

Для характеристики фотосинтеза растений в естественных условиях очень большое значение наряду со средними величинами его интенсивности (Вознесенский, 1973) имеют наибольшие скорости ассимиляции, которые регистрируются при измерениях этого процесса на протяжении дня и в различные периоды вегетационного сезона. Именно максимальные величины чаще всего оказываются в центре внимания при описаниях интенсивности фотосинтеза, при обсуждении ее изменений у одного вида в течение сезона, при сравнении величин ассимиляции различных видов или растений одного вида из разных местообитаний (Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; Harder и др., 1932; Рабинович, 1953; Stocker, 1954, 1972, и др.). Обычно после рассмотрения графиков дневных изменений интенсивности фотосинтеза исследователи сравнивают ассимиляционные способности растений по их максимальным величинам. Рабинович (1953) отмечает, что «определение максимальной скорости представляет интерес как с практической точки зрения (абсолютная и относительная оценка различных растений как источников органического вещества), так и для изучения кинетического механизма фотосинтеза». Первая часть этого положения прямо относится к максимальным величинам наблюдаемой интенсивности фотосинтеза. Что же касается механизма фотосинтеза, то для его выяснения более важны максимальные величины истинного фотосинтеза, которые нами оценивались с помощью $C^{14}O_2$ при насыщающих концентрациях CO_2. При использовании этого метода максимальные истинные интенсивности фотосинтеза не маскируются возможными выделениями CO_2 из исследуемых ассимилирующих органов и поэтому точнее отражают сам процесс фотосинтеза, а не внешнее, суммарное проявление газообмена.

Понятие максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза было введено О. В. Заленским (1961) в результате многочисленных исследований дневных изменений ассимиляции радиометрическим методом, разработанным в лаборатории фотосинтеза Ботанического института АН СССР. Заленский отмечает, что максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза в естественных условиях проявляется при повышении концентрации углекислоты в атмосфере и при оптимальных значениях всех других внешних и внутренних факторов (освещение, температура, зияние устьиц, водный режим и т. д.). Определенная величина максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза свойственна каждому виду растений и наследственно обусловлена (Заленский и др., 1961). Это заключение сделано на основании того, что одни и те же или близкие виды растений, изученные в различных местах их ареала, часто в совершенно различных типах условий среды, обнаруживают поразительное постоянство максимальной величины потенциальной интенсивности фотосинтеза. Эта величина оказывается практически одинаковой у черники, брусники и земляники в таких разных условиях, как на Кольском полуострове и на северном склоне Главного Кавказского хребта (Заленский, 1963). Мысль о наследственной закрепленности ассимиляционных способностей растений подтвердили Ю. С. Насыров и М. А. Логинов (1962/63) в результате своих исследований растений различных географических поясов Таджикистана.

Относительно зависимости максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза растений от их систематического положения отмечается (Заленский, 1961, 1963; Насыров, Логинов, 1963/62; Захарьянц и др., 1971), что среди всех крупных таксонов встречаются виды с самыми разнообразными величинами ассимиляции. Однако все же можно выделить некоторые семейства, в которых преобладают виды с большой или малой потенциальной интенсивностью фотосинтеза. Все авторы отмечают, что *Leguminosae* имеют наибольшие ассимиляционные способности и наряду с ними выделяют другие семейства, включающие в основном эфемероиды. Малыми величинами потенциальной интенсивности фотосинтеза обладают виды семейств *Chenopodiaceae*, *Boraginaceae* и *Scrophulariaceae*. Однако для окончательного суждения об ассимиляционных способностях растений в зависимости от их систематической принадлежности еще очень мало данных. Заслуживает внимание предложение Г. Ш. Нахуцришвили (личное сообщение) проводить сравнение ассимиляционных способностей не семейств, а родов как более мелких и более однородных таксонов. Для реализации этого предложения также требуется большая экспериментальная работа.

Можно ли на основании величин потенциальной фотосинтетической способности судить об условиях и древности формирования отдельных таксонов растений? В этом вопросе мнения исследователей расходятся. О. В. Заленский пишет: «Фотосинтетическая способность. . . , по-видимому, определяется наследственными свойствами отдельных видов, отражая в себе исторические условия их формирования» (Заленский и др., 1959). Насыров и Логинов (1962/63), напротив, утверждают, что «данные о потенциальной интенсивности фотосинтеза растений . . . не могут быть использованы для суждения о молодости или старости филогенетического ряда». По-видимому, если допустить, что в прошлом в атмосфере Земли была повышенная концентрация CO_2, то бо́льшая или меньшая способность растений различных видов повышать свой фотосинтез при увеличении концентрации CO_2 может быть соотнесена или с их древностью, или с различной степенью сохранения (в процессе эволюции) адаптации *к повышенному содержанию CO_2 в воздухе. Однако вопрос об изменении* концентрации CO_2 в различные эпохи сейчас еще мало разработан. В литературе почти отсутствуют какие-либо количественные оценки содержания CO_2 в атмосфере Земли в прошлом; почти все авторы рассуждают на уровне «больше—меньше». Только в некоторых работах указывается, что в составе вторичной атмосферы Земли было до 90% CO_2 (Соколов, 1957), а в пермском периоде концентрация CO_2 в атмосфере была на уровне 7.5% (Hoffman, 1951). По мнению А. Б. Ронова (1959), содержание CO_2 в атмосфере испытывало колебания и оставалось относительно высоким вплоть до конца палеозоя. В мезозое и особенно в меловом периоде концентрация CO_2 в атмосфере резко снизилась. Из графика, приводимого автором (Ронов, 1972), можно предполагать, что концентрация CO_2 на границе мелового периода была на уровне 0.3—0.4%, что также превышает современную примерно в 10 раз. Этот период как раз совпадает со становлением и развитием современной флоры, в отдельных линиях которой могла закрепиться и пройти через века адаптация их прародителей к повышенным концентрациям CO_2.

В литературе также разбирается вопрос о соотношении величин интенсивности фотосинтеза растений с продолжительностью периода их активной вегетации (Насыров, Логинов, 1962/63; Горышина, 1969; Mooney, Dunn, 1970; Захарьянц и др., 1971). Все авторы, занимающиеся этой проблемой, приходят к единодушному заключению, что эфемеры, эфемероиды и растения, сбрасывающие листья в связи с наступлением засушливого периода года, характеризуются более высокой по сравнению с длительновегетирующими видами как потенциальной, так и наблюдаемой интенсивностью фотосинтеза.

Имеющиеся у нас данные (табл. 1) по максимальным интенсивностям потенциального и наблюдаемого фотосинтеза растений песчано-пустынного заповедника Репетек, расположенного в Юго-Восточных Каракумах, позволяют высказать следующие суждения.[1] Максимум наблюдаемой интенсивности фотосинтеза (при расчете на единицу освещаемой площади ассимилирующих органов [2]) у большинства растений составляет в среднем 16 мг CO_2/дм^2·час и только у четырех видов он в 2—3 раза больше. Сравнение этих величин с интенсивностями фотосинтеза растений других климатических зон показывает, что максимальные значения ассимиляции пустынных растений Репетека находятся на уровне наибольших значений ассимиляции растений тропиков, умеренного пояса и севера; но вместе с тем фотосинтез большинства исследованных нами растений значительно меньше, чем у дикорастущих С-4 видов и культурных растений.

---

[1] Приведенные данные для *Tamarix ramosissima* и *Alhagi camelorum* ввиду их малочисленности мы считаем предварительными.

[2] У растений с цилиндроподобными ассимилирующими органами за активно фотосинтезирующую площадь принималась половина полной поверхности этих органов.

ТАБЛИЦА 1

Максимальные величины интенсивности фотосинтеза (мг CO_2/час) пустынных растений Юго-Восточных Каракумов

Вид	Жизненная форма	Наблюдаемая интенсивность (Н)			Потенциальная интенсивность (П) на 1 г	П/Н
		на 1 г	на 1 дм^2	на 1 мг хлорофилла		
Ammodendron conollyi Bunge ex Boiss.	Дерево	20	19	5.0	71	4
Haloxylon aphyllum (Minkw.) Iljin *	»	10	13	3.7	40	4
H. persicum Bunge	»	10	15	5.3	30	3
Salsola richteri (Moq.) Kar. ex Litv.	Кустарник	18	23	7.2	35	2
Calligonum caput-medusae Schrenk	»	12	18	5.2	23	2
Ephedra strobilacea Bunge	»	4	13	2.9	30	8
Astragalus paucijugus C. A. Mey.	»	22	13	5.4	90	4
Smirnowia turkestana Bunge	Полукустарник.	40	33	13.3	135	3
Convolvulus korolkowii Regel et Schmalh.	Полукустарничек	25	17	6.1	70	3
Heliotropium arguzioides Kar. et Kir.	Травянистый многолетник	24	34	7.1	78	3
Jurinea derderioides C. Winkl.	То же	22	16	4.9	105	5
Aristida karelinii (Trin. et Rupr.) Roshev.	» »	52	52	15.3	110	2
Ferula litwinowiana K.-Pol.	» »	40	40	8.5	115	3
Rheum turkestanicum Janisch.	» »	16	12	—	110	7
Carex physodes Bieb.	» »	28	16	—	65	2
Eminium lehmannii (Bunge) Kuntze	» »	18	11	—	110	6
Senecio subdentatus Ledeb.	Травянистый однолетник	60	19	5.3	190	3
Koraninowia ulicina Fisch. et Mey.	То же	25	—	8.3	40	2
Populus pruinosa Schrenk	Дерево интродуцированное	22	17	4.6	62	3
Tamarix ramosissima Ledeb.	Кустарник интродуцированный	15	—	4.4	40	3
Alhagi camelorum Fisch. ex DC.	Травянистый многолетник занесенный	7	—	—	35	5

---

* По мнению В. И. Грубова (1966), этот вид следует именовать *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge.

Максимальные величины наблюдаемой интенсивности фотосинтеза, рассчитанные на единицу сухого веса, у пустынных растений имеют большую вариабельность — от 4 до 60 мг CO_2/г·час. Наименьшими ассимиляционными способностями по этому показателю обладают афильные виды — *Ephedra strobilacea*, *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Calligonum caput-medusae*, у которых ассимиляционные побеги, с одной стороны, характеризуются суккулентностью, а с другой — имеют много одревесневающих тканей. Самую большую интенсивность фотосинтеза на единицу сухого веса показал эфемер *Senecio subdentatus*. У этого растения тонкие листья на 94% состоят из воды и на единицу их сухого веса приходится большая площадь (3 дм^2). Поэтому величина интенсивности фотосинтеза *S. subdentatus*, вполне сравнимая с ее величинами у других растений при расчете на единицу поверхности листьев, значительно возрастает и превышает интенсивность фотосинтеза всех других растений при расчете на единицу сухого веса.

Максимальная наблюдаемая интенсивность фотосинтеза исследованных нами пустынных растений при расчете на единицу количества хлорофилла

ТАБЛИЦА 2

Сопоставление максимальных величин интенсивности фотосинтеза с систематическим положением исследованных пустынных растений

Наблюдаемая интенсивность	Потенциальная интенсивность
С большой интенсивностью	
Leguminosae — *Smirnowia turkestana*	
Gramineae — *Aristida karelinii*	
Umbelliferae — *Ferula litwinowiana*	
Compositae — *Senecio subdentatus*	
	Compositae — *Jurinea derderioides*
	Araceae — *Eminium lehmannii*
	Polygonaceae — *Rheum turkestanicum*
С малой интенсивностью	
Chenopodiaceae — *Haloxylon aphyllum*	
» — *H. persicum*	
Ephedraceae — *Ephedra strobilacea*	
	Chenopodiaceae — *Salsola richteri*
	Polygonaceae — *Calligonum caput-medusae*

в среднем составляет около 6.5 мг CO_2/мг хл.·час, а изменяется она у разных растений в пределах от 3 до 15 мг CO_2/мг хл.·час. Наименьшая эффективность работы хлорофилла выявилась у *Ephedra strobilacea* и *Haloxylon aphyllum*, а наибольшая у *Aristida karelinii* и *Smirnowia turkestana*. Полученная нами средняя величина этого показателя (так называемого ассимиляционного числа) совпадает с максимальными его значениями для горнолуговых растений (Беденко, 1971).

Наибольшая величина максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза среди пустынных растений зарегистрирована у *Senecio subdentatus* — около 200 мг CO_2/г·час, а при расчете на ассимилирующую поверхность у *Ferula litwinowiana* — 115 мг CO_2/дм^2·час. Эффективность работы хлорофилла и при повышенной концентрации CO_2 оказалась наибольшей у *Smirnowia turkestana* и *Aristida karelinii*.

Анализ максимальных величин интенсивности фотосинтеза пустынных растений Каракумов в зависимости от их систематического положения (табл. 2) приводит к заключению, что наибольшей скоростью ассимиляции углекислоты обладают, как уже отмечалось ранее, представители семейств *Leguminosae* (*Smirnowia turkestana*) и *Gramineae* (*Aristida karelinii*), а также *Ferula litwinowiana* из сем. *Umbelliferae*. Малые же максимальные интенсивности фотосинтеза присущи растениям, относящимся к сем. *Chenopodiaceae* (*Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*) и представителю голосеменных из сем. *Ephedraceae* (*Ephedra strobilacea*).

Литературные данные подтверждаются в наших исследованиях и в том отношении, что во всех семействах имеются отдельные виды, обладающие как малыми, так и большими максимальными интенсивностями ассимиляции. Так, среди пустынных растений сем. *Leguminosae* есть, например, дерево *Ammodendron conollyi* и полукустарник *Astragalus paucijugus*, обладающие невысокими ассимиляционными способностями. В табл. 2

представители сем. *Polygonaceae* также встречаются в обеих группах растений с большой и малой максимальными потенциальными интенсивностями фотосинтеза.

К интересным выводам приводит рассмотрение величин отношения максимальных потенциальных интенсивностей фотосинтеза (П) к максимальным наблюдаемым интенсивностям фотосинтеза (Н). Это отношение характеризует степень увеличения ассимиляции при возрастании содержания CO_2 в воздухе от естественной концентрации до концентрации порядка 1% (табл. 1). Используя этот показатель, можно, как мы уже говорили, высказать суждение о времени становления исследуемых видов. По полученным данным пустынные растения могут быть следующим образом разбиты на группы с филогенетически более древним и более молодым фотосинтетическим аппаратом (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Оценка древности растений по степени возрастания интенсивности фотосинтеза при повышении концентрации CO_2

	Семейство	Вид	Литературные сведения	
			возраст	автор
Древние	*Ephedraceae*	*Ephedra strobilacea*	Юрский—меловой	Попов, 1927
	Polygonaceae	*Rheum turkestanicum*	Неоген	Коровин, 1961
	Araceae	*Eminium lehmannii*	—	
Молодые	*Gramineae*	*Aristida karelinii*	Плиоцен—плейстоцен	Bourreii, 1969
	Chenopodiaceae	*Horaninowia ulicina*	Третичный, плиоцен	Ильин, 1937; Коровин, 1961
	»	*Salsola richteri*		
	»	*Haloxylon aphyllum*	Меловой	Зосимович, 1959
	»	*H. persicum*		
	Polygonaceae	*Calligonum caput-medusae*	Плиоцен	Родин 1955; Коровин, 1961
	Leguminosae	*Smirnowia turkestana*	Палеоген	Родин, 1955
	»	*Astragalus paucijugus*		
	Cyperaceae	*Carex physodes*	Голоцен	Коровин, 1961
	Compositae	*Sanecio subdentatus*		

В группу растений, сохранивших с самых древних времен адаптацию фотосинтетического аппарата к повышенным концентрациям CO_2 вошли виды из семейств *Ephedraceae*, *Polygonaceae*, *Araceae*, имеющие величину отношения П/Н порядка 8—6 единиц. Пытаясь судить о древности видов или же о сохранении ими признаков древнего ассимиляционного аппарата на основании наших косвенных данных, мы привели в табл. 3 некоторые сведения о древности видов, найденные нами в литературе. Теперь уже нет сомнений, что голосеменные являются более древними, чем покрытосеменные. Их происхождение относят к юрскому или меловому периоду (150—100 млн лет назад). О других же видах из этой группы сведения не столь определенные.

В группу более молодых видов вошли почти все эндемики Каракумов, формирование которых происходило в неогене или даже в четвертичный период в условиях подвижных песков, когда концентрация CO_2 в атмосфере была уже меньше. К таким растениям относятся виды из семейств *Chenopodiaceae* и *Gramineae*, а также виды *Cyperaceae* и *Compositae*, которые сформировались и приобрели черты эфемероидности в четвертичный период. Достоверных сведений о времени формирования этих видов очень мало, но наши предположения расходятся и с ними. Поэтому сейчас можно допускать только то, что у видов первой группы в большей степени сохранилась адаптация фотосинтетического аппарата к повышенным концентрациям CO_2, а у видов второй группы это свойство эволюционировало в соответствии с новыми условиями в связи с изменениями самих растений.

Величины максимальной интенсивности фотосинтеза пустынных растений, как и у растений других зон, оказались тесно связанными с продолжительностью срока активной вегетации (табл. 4). Четко видно, что большие максимальные интенсивности фотосинтеза присущи эфемерам и эфемероидам, т. е. растениям с короткими сроками весенней вегетации, а также полукустарнику *Smirnowia turkestana*, который активно вегетирует и плодоносит до наступления летней жары, а затем сбрасывает все хорошо развитые весенние листья, и раннелетнику *Jurinea derderioides*. К группе же видов с малыми максимальными интенсивностями фотосинтеза относятся только продолжительновегетирующие растения. Указанной закономерности не подчиняется *Aristida karelinii*, которая по своей максимальной интенсивности фотосинтеза должна относиться к первой группе, но она вегетирует на протяжении всего теплого времени года. Однако и у аристиды самые высокие интенсивности фотосинтеза наблюдаются только в весеннее время, а затем скорость ассимиляции заметно снижается.

ТАБЛИЦА 4

Связь максимальных интенсивностей фотосинтеза с продолжительностью срока активной вегетации пустынных растений

Наблюдаемая интенсивность	Потенциальная интенсивность
С большой интенсивностью	
Ferula litwinowiana — эфемероид	
Smirnowia turkestana — сбрасывает листья в начале лета	
Senecio subdentatus — эфемер	
	Eminium lehmannii — эфемероид
	Rheum turkestanicum — »
	Jurinea derderioides — раннелетнее
С малой интенсивностью	
Ephedra strobilacea — вечнозеленое растение	
Haloxylon aphyllum — длительновегетирующее	
H. persicum — »	
	Salsola richteri — длительновегетирующее
	Calligonum caput-medusae — длительновегетирующее

Представляет интерес рассмотреть также связь величин максимальных интенсивностей фотосинтеза с жизненными формами растений. Самыми большими интенсивностями фотосинтеза обладают травянистые растения — однолетние и многолетние, а также полукустарник *Smirnowia turkestana*. Малая же максимальная интенсивность фотосинтеза характерна только для деревьев и кустарников. Причем все эти виды являются афильными или имеют сильно редуцированные листья как у *Salsola richteri*.

Таким образом, в результате анализа максимальных интенсивностей фотосинтеза пустынных растений Юго-Восточных Каракумов нами установлено следующее. Наибольшими ассимиляционными способностями как при естественных, так и при насыщающих концентрациях CO_2 обладают виды, активно вегетирующие весной — *Ferula litwinowiana*, *Smirnowia turkestana* и *Aristida karelinii*, относящиеся соответственно к семействам *Umbelliferae*, *Leguminosae* и *Gramineae*. Очень значительной величиной ассимиляции (при расчете на сухой вес) отличается также эфемер *Senecio subdentatus*. Всем древесно-кустарниковым афильным длительновегетирующим видам присущи сравнительно невысокие интенсивности ассимиляции.

Многочисленные приспособления изученных растений к условиям существования в Каракумах (где в отличие от ряда других аридных зон растения достаточо хорошо обеспечены водой в активный период своей жизнедеятельности) обеспечивают им возможность ассимиляции на несколько более высоком уровне, чем у большинства растений других пустынь.

Оценка древности видов растений на основании степени увеличения интенсивности фотосинтеза при повышении концентрации CO_2 до насыщающего уровня показала, что по этому критерию к видам, сохранившим наиболее древний фотосинтетический аппарат, надо отнести — *Ephedra strobilacea*, *Rheum turkestanicum* и *Eminium lehmannii*. Становление же остальных видов, по-видимому, происходило в более близкое к нам время.

Настоящая работа выполнялась в плане исследований, осуществляемых под руководством О. В. Заленского и при непосредственном участии Р. М. Рейнус, которым автор выражает свою искреннюю признательность.

ЛИТЕРАТУРА

Беденко В. П. (1971). Физиология и биохимия горных растений. Фотосинтез. В сб.: Эколого-физиологические исследования горных растений. Алма-Ата. — Вознесенский В. Л. (1973). Средняя наблюдаемая интенсивность фотосинтеза растений Юго-Восточных Каракумов. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО. Киев. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. — Грубов В. И. (1966). Растения Центральной Азии, 2. — Заленский О. В. (1961). Потенциальная интенсивность фотосинтеза наземных растений различных ботанико-географических зон СССР. Тез. докладов сессии общего собрания отделения биологических наук АН СССР, посвященной космической биологии. М. — Заленский О. В. (1963). Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей. Тр. Памирск. биол. ст., 1. — Заленский О. В., В. Л. Вознесенский, О. А. Семихатова. (1959). Исследование фотосинтеза при помощи количественных радиометрических методов. В сб.: Получение и применение изотопов. М. — Заленский О. В., Т. П. Штанько, М. М. Пономарева. (1961). О фотосинтезе растений центрального Казахстана. В сб.: Матер. казахстанск. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.—Л. — Захарьянц И. Л., Л. Х. Наабер, С. Фазылова, Л. Н. Алексеева, Н. П. Ошанина. (1971). Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. — Зосимович В. П. (1959). Эволюция маревых и рода *Beta* L. В сб. научн. трудов по селекции, агротехнике, механизации и защите растений сахарной свеклы и других культур, 38, Киев. — Ильин М. М. (1937). К происхождению флоры пустынь Средней Азии. Сов. бот., 6. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. 1. — Костычев С. П., Е. К. Кардо-Сысоева. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. Изв. АН СССР, 7, 6.— Культиасов М. В. (1946). Этюды по формированию растительного покрова жарких пустынь и степей Средней Азии. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 2. — Насыров Ю. С., М. А. Логинов. (1962/63). Потенциальный фотосинтез и коэффициент использования солнечной энергии растениями Таджикистана. В сб.: Потенциальная интенсивность и продуктивность фотосинтеза растений Таджикистана. 2. Душанбе. — Попов М. Г. (1927). Основные черты развития флоры Средней Азии. Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив., 15. — Рабинович Е. (1953). Фотосинтез. 2. ИЛ. — Родин Л. Е. (1955). Растительность. В сб.: Очерки природы Каракумов. М. — Ронов А. Б. (1959). К послекембрийской истории атмосферы и гидросферы. Геохимия, 5. — Ронов А. Б. (1972). Эволюция состава пород и геохимических процессов в осадочной оболочке Земли. Геохимия, 2. — Соколов В. А. (1957). Эволюция атмосферы Земли. В сб.: Возникновение жизни на Земле. М. — Bourreii P. (1969). Morphologie et anatomie camparees des genres *Aristida* et *Stipagrostis*. Ann. Facult. Sci. Marsielle, 42. — Harder R., P. Filzer, A. Lorenz. (1932). Über Versuche zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation immergrüner Wüstenpflanzen, während der Trockenzeit in Beni Unif (Algerische Sahara). Jahrb. wissensch. Bot., 75. — Hoffman E. (1951). Der Dritte Karbonstratigraphische Kongress in Heerlen. Phyton, 3. — Mooney H. A., E. L. Dunn. (1970). Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. Amer. Naturalist, 104, 939. — Stocker O. (1954). Der Wasser- und Assimilationshaushalt südalgerischer Wüstenpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 67. — Stocker O. (1972). Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der Mauretanischen Sahara. III. Kleinsträucher, Stauden und Gräser. Flora, 161, 1/2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 22 XI 1974.

УДК 582.03.036 : 581.45 : 581.132

Л. И. Егорова

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ КРАТКОВРЕМЕННОГО ПРОГРЕВАНИЯ ЛИСТЬЕВ НА ФОТОСИНТЕЗ

L. I. EGOROVA. AFTER-EFFECT OF SHORT-TERM HEATING ON THE PHOTOSYNTHESIS OF LEAVES.

Исследовалось последействие повышенной температуры на фотосинтез листьев *Heracleum sosnowskyi*, *Polygonum sachalinense*, *Zea mays*, *Vicia faba*. Интенсивность фотосинтеза регистрировалась с помощью инфракрасного газоанализатора сразу после кратковременного (10 или 15 мин.) воздействия температуры и через 17 час. хранения проб в темноте при комнатной температуре. Все растения обнаруживали ярко выраженную способность хотя бы частично восстанавливать фотосинтез, нарушенный кратковременным тепловым воздействием вплоть до полного подавления. Уровень восстановления через 17 час. в большинстве случаев не зависел от степени подавления процесса и определялся величиной действующей температуры.

Общие закономерности действия различных факторов на растения в области экологической физиологии уже можно считать выявленными, последействие же факторов, играющее огромную роль в природе, изучено в гораздо меньшей степени. Между тем результирующая протекающих при этом процессов деструктивного изменения и репарации определяет устойчивость растений к неблагоприятным условиям окружающей среды. Фотосинтез — основной источник энергетических и пластических веществ в растении — относится к числу наиболее чувствительных к температурному воздействию функций, поэтому изучение влияния температуры на фотосинтез имеет особое значение.

Исследование последействия температуры на фотосинтез было начато в первом десятилетии XX в. Критический обзор литературы этого вопроса, составленный О. А. Семихатовой в 1960 г., как и последующие немногочисленные работы (Семихатова и др., 1962; Лютова, 1964; Беликов, Мелехов, 1972; Benzioni, Itai, 1972, 1973; Larcher, 1973), показали, что данные, имеющиеся в нашем распоряжении, еще очень неполны. Нет еще четкого ответа на вопрос о характере связи между степенью повреждения и способностью к восстановлению, степенью подавления процесса и температурой; почти не исследовано, может ли растение восстанавливать фотосинтез после полного подавления его и какие имеются в этом отношении различия между видами, а также многие другие вопросы. Поэтому несомненный интерес представляет детальное изучение способности растений восстанавливать фотосинтетическую функцию, нарушенную кратковременным воздействием высокой температуры.

В настоящей работе сделана попытка определить степень подавления и характер восстановления фотосинтеза у нескольких видов после воздействия различной температуры.

Методика

Объектами исследования служили закончившие рост листья цветущих растений борщевика *Heracleum sosnowskyi* Manden., сахалинской гречихи *Polygonum sachalinense* F. Schmidt, а также выращенных в оранжерее проростков кукурузы *Zea mays* L.; несколько определений было проведено на листьях проростков бобов *Vicia faba* L. (возраст растений 10—16 дней).

Интенсивность фотосинтеза регистрировалась с помощью инфракрасного газоанализатора ОА—2210. Измерение производилось в токе атмосферного воздуха, что обеспечивало нормальное снабжение листа углекислотой во время опыта и позволяло проводить длительные эксперименты. Целые листья или высечки площадью около 1 дм^2 располагались в листовой камере из меди таким образом, чтобы воздух имел доступ к обеим поверхностям листа. Для обеспечения нормального водного режима поверхности среза листьев покрывались влажной ватой, а воздух, поступающий в камеру, пропускался через сосуд с водой. В результате этого у контрольных растений (без температурного воздействия) интенсивность фотосинтеза сохранялась на исходном уровне на протяжении 2—3 суток после срезания. Это свидетельствовало о возможности проведения длительных экспериментов и показывало, что нет необходимости в многократных определениях фотосинтеза в контрольных пробах.

Воздействию температуры листья подвергались в специальной камере, помещенной в ультратермостат, в воздушной среде. Контроль за температурой листьев производился с помощью медно-константановой термопары. Листья прогревались до заданной температуры в течение 2—3 мин. После прогревания (в течение 10 или 15 мин.) листья переносились в условия температуры 23—24° и освещения 8 тыс. лк (лампа накаливания 150 вт с водным экраном). Фотосинтез регистрировался сразу после воздействия температуры и через 17 час., в течение которых пробы хранились в темноте при комнатной температуре (около 20°). Измерение фотосинтеза продолжалось в течение 20—30 мин., поскольку интенсивность процесса не сразу достигала стационарной величины. Интенсивность фотосинтеза контрольных проб листьев (исходный уровень), измеренная при освещении 8 тыс. лк, составляла у кукурузы 110—140, у борщевика — 23—38 и у сахалинской гречихи — 10—20 мг CO_2/г сух. веса в час.

Результаты и обсуждение

Heracleum sosnowskyi (рис. 1, *А*). Высечки листьев борщевика подвергались прогреву при 38.5, 40, 41.5 и 44° в течение 15 мин. Степень подавления фотосинтеза находилась в прямой зависимости от величины действующей температуры. Нагревание при 38.5° вызывало снижение фотосинтеза до уровня 60%, а при 40° — до 25—30%. Температура 41.5° и выше уже вызывала значительное выделение углекислоты на свету. Степень восстановления через 17 час. также определялась температурой прогревания: полное восстановление было обнаружено лишь после температуры 38.5°; после воздействия температуры 40° фотосинтез достигал только половины (56%) от исходного уровня, у прогретых при 41.5° было отмечено очень слабое восстановление (13%), при 44° процесс фотосинтеза повреждался необратимо.

Polygonum sachalinense (рис. 1, *Б*). 15-минутное воздействие температуры в интервале 37.5—41.5° вызывало снижение фотосинтеза на одну и ту же величину: остаточный фотосинтез составлял 35—40% от исходного уровня. Полное прекращение процесса наступало после прогревания при 43° (на свету происходило выделение CO_2). Через 17 час. у растений, прогретых при 37.5°, было отмечено полное восстановление фотосинтеза, при 39.5° — только до уровня 70%. Слабое поглощение CO_2 было зарегистрировано у проб после воздействия температуры 41.5 и 43° — 14—16% от исходного уровня. Наши данные вполне согласуются с результатами опытов О. А. Семихатовой и др. (*1962*), выполненных на этом же объекте, но с использованием более длительных экспозиций — от получаса до трех часов.

Vicia faba (рис. 1, *В*). У проростков бобов прогревание при 42° в течение 10 мин. не снижало процесса ассимиляции, после воздействия температуры 45° процесс оказывался полностью поврежденным: выделение углекислоты было отмечено как после прекращения прогревания, так и через 17 час.

Zea mays. (рис. 1, *Г*). Опытные растения подвергались 10-минутному воздействию температуры 40, 42, 43, 44 и 45°. Температура 40° не изменяла интенсивности фотосинтеза. Самое сильное подавление было отмечено после прогревания при 45° — остаточный фотосинтез составлял около 6%. После воздействия температуры 43, 44° сохранялось 25—30% от исходной интенсивности процесса. Через 17 час. полное восстановление функции было отмечено у проб, прогретых при 40 и 42°; растения, прогретые при 43°, обнаруживали фотосинтез, равный 70% от исходного, а при 44°—50%.

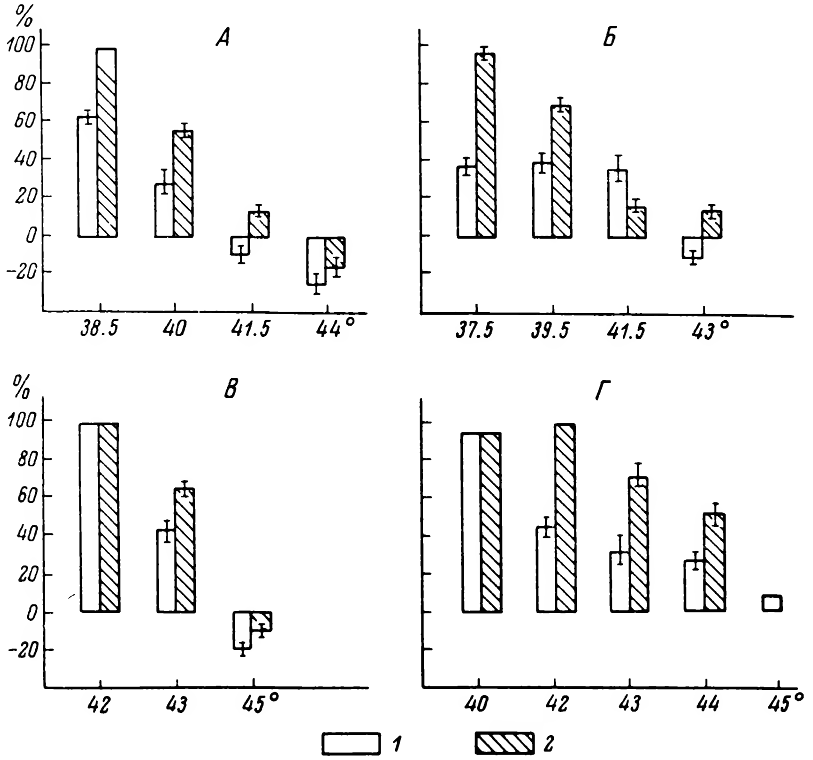


Рис. 1. Последействие температуры на фотосинтез.

На оси ординат — интенсивность фотосинтеза (в процентах от исходного уровня), измеренная: *1* — сразу после воздействия температуры, *2* — через 17 час.; *на оси абсцисс* — температура (в °С). *А* — *Heracleum sosnowskyi*; *Б* — *Polygonum sachalinense*; *В* — *Vicia faba*; *Г* — *Zea mays*.

Следует отметить также, что дыхание было несколько понижено только у листьев кукурузы и бобов, подвергнутых прогреванию при 45°. Во всех остальных случаях, включая и те, когда регистрировалось выделение CO_2 на свету, дыхание листьев оставалось равным исходному.

Имеющиеся в литературе сведения, полученные при изучении динамики фотосинтеза после теплового подавления, в частности результаты опытов Монфора с сотрудниками (Montfort и др., 1957), свидетельствуют о том, что способность восстанавливать фотосинтетическую функцию проявляется у разных видов при разной степени снижения интенсивности фотосинтеза. Однако в пределах одного вида растений и при одинаковой продолжительности температурного воздействия наблюдается пропорциональная зависимость между степенью подавления данной функции и ее репарацией: чем выше температура предварительного прогрева, тем больше степень подавления фотосинтеза и тем медленнее и менее полно восстанавливается этот процесс.

Анализ полученных нами результатов показал, что такая зависимость сохраняется не всегда. В опытах с листьями борщевика (рис. 1, *А*) и бобов (рис. 1, *В*) с увеличением температуры прогревания уменьшалась величина остаточного фотосинтеза (усиливалось подавление), а через 17 час. регистрировался соответственно более низкий уровень фотосинтеза. В то же время у кукурузы (рис. 1, *Г*) нагревание листьев при температуре 42, 43 и 44° вызывало снижение процесса ассимиляции приблизительно на одну и ту же величину. Одинаково подавляли процесс и температуры от 37 до 41° у листьев сахалинской гречихи (рис. 1, *Б*). При этом одинаковой степени подавления фотосинтеза соответствовал различный уровень восстановления активности процесса через 17 час.; степень восстановления зависела от действующей температуры: чем выше была температура прогрева, тем ниже оказывался уровень интенсивности фотосинтеза, отмеченный через 17 час. Между степенью подавления фотосинтеза и уровнем его восстановления не наблюдалось строгой зависимости. Одинаковый уровень восстановления мог быть зарегистрирован у проб, различающихся по степени подавления фотосинтеза в 2 раза, а при одинаковом подавлении фотосинтеза пробы могли различаться по степени восстановления процесса через 17 час. (рис. 2).

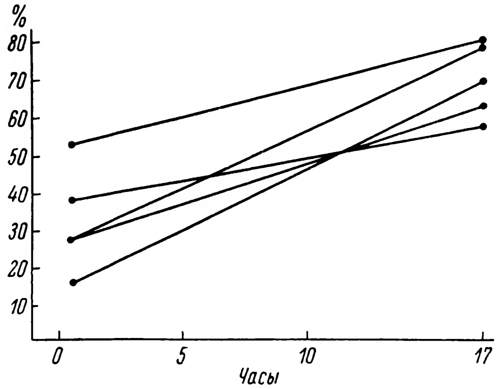


Рис. 2. Восстановление фотосинтеза листьев *Zea mays* после 10 мин. прогревания при 43°.

На оси ординат — интенсивность фотосинтеза (в процентах от исходного уровня); *на оси абсцисс* — время в часах после окончания прогревания.

Интересным, на наш взгляд, является и тот факт, что опытные растения обнаруживали способность частично восстанавливать поврежденную функцию даже в том случае, когда фотосинтез был полностью подавлен, и после воздействия температуры на свету было отмечено не поглощение, а выделение CO_2. У борщевика это происходило после прогревания при 41.5°, у сахалинской гречихи — при 43°. Восстановление фотосинтеза почти до уровня контроля после полного его подавления наблюдали Монфор с сотрудниками (Montfort и др., 1957) в опытах с водорослями. У высших растений подобное явление отмечено М. И. Лютовой (1964), Бауэром (Bauer, 1972).

Таким образом, растения обнаруживают ярко выраженную способность хотя бы частично восстанавливать фотосинтетическую функцию, нарушенную тепловым воздействием вплоть до ее полного подавления. При этом в большинстве случаев не обнаружено пропорциональной зависимости между степенью повреждения фотосинтеза и уровнем его восстановления.

Автор выражает глубокую благодарность О. А. Семихатовой за научное руководство настоящей работой и В. Л. Вознесенскому за помощь при освоении метода исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Беликов П. С., Е. И. Мелехов. (1972). Временной ход фотосинтеза у листа фасоли в условиях прогрева различной продолжительности. Физиол. раст., 19, 6. — Лютова М. И. (1964). Изучение фотосинтеза и дыхания у растений с экспериментально повышенной теплоустойчивостью. Канд. дисс. БИН АН СССР, Л. — Семихатова О. А. (1960). Последействие температуры на фотосинтез. Бот. ж., 45, 10. — Семихатова О. А., В. С. Саакoв, Г. И. Горбачева. (1962). Изучение последействия температуры на интенсивность и динамику фотосинтеза *Polygonum sachalinense*. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, Эксперим. бот., 15. — Bauer H. (1972). CO_2-Gaswechsel nach Hitzestress bei *Abies alba* Mill. und *Acer pseudoplatanus* L. Photosynthetica, 6, 4. — Benzioni A., C. Itai. (1972). Short- and long-term effects of high temperatures (47—49° C) on tobacco leaves. I. Photosynthesis. Physiol. plantarum, 27, 2. — Benzioni A., C. Itai. (1973). Short- and long-term effects of high temperatures (47—49° C) on tobacco leaves. III. Efflux and P^{32} incorporation into phospholipids. Physiol. plantarum, 28, 3. — Larcher W. (1973). Limiting temperatures for life functions. Gradual progress of damage due to temperatures stress. In: Temperature and life. — Montfort C., A. Ried, J. Ried. (1957). Abstufungen der funktionellen Wärmeresistenz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zum Umwelt und Erbgut. Biol. Zblt., 76, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 8 XII 1974.

УДК 581.524.1 : 582.29 : 582.4

Е. А. Вайнштейн, Т. Ю. Толпышева

О ВЛИЯНИИ ЭКСТРАКТОВ ИЗ ЛИШАЙНИКОВ НА ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

E. A. VEINSTEIN, T. YU. TOLPYSHEVA. ON THE INFLUENCE OF LICHEN EXTRACTS ON HIGHER PLANTS

Водные вытяжки из лишайников трех исследованных видов тормозили прорастание семян и развитие проростков ряда видов высших растений, в том числе травянистых, а также древесных лесных пород. В водных вытяжках содержится полный набор лишайниковых кислот, характерных для данных лишайников, но в концентрациях примерно на два порядка ниже. Действие водных растворов чистых лишайниковых кислот было намного слабее, чем вытяжек из лишайников, однако в общем характер их влияния был сходным; наиболее выражена задержка прорастания в первые дни.

Известно, что лишайники способны накапливать, иногда в значительных количествах, своеобразные химические соединения, так называемые лишайниковые кислоты,[1] многие из которых обладают антибиотическими свойствами. Биологическая роль этих веществ все еще остается неясной, хотя на этот счет высказывалось много различных точек зрения, в том числе и о их возможном фитоценотическом влиянии. Ряд работ специально посвящен изучению воздействия лишайников на высшие растения. Так, было показано торможение митоза в кончиках корней после обработки их экстрактами из лишайников *Evernia*, *Parmelia* и *Usnea* (Gerola, 1947). Ингибирующее действие лишайниковых экстрактов на прорастание семян, развитие корней, а также на укоренение черенков отмечали многие исследователи (Burzlaff, 1950; Follmann, Nakagawa, 1963; Follmann, 1965; Rondon, 1968; Pyatt, 1967). Джиордано (Giordano, 1950) определял поглощение кислорода прорастающими семенами, растущими корнями и кончиками корней *Allium cepa* после обработки вытяжками из лишайников. Он нашел, что наибольшее торможение вызывали экстракты из *Usnea barbata*.

Характер действия экстрактов из лишайников, как и их антибиотические свойства, большинство авторов связывает с наличием в них лишайниковых кислот. Действительно, как показала Барбалич (Barbalić, 1963), применяя модифицированные тесты с использованием *Lepidium sativum*, L-усниновая кислота в форме аммиачно-этанольно-водного раствора ингибирует прорастание семян, рост и развитие проростков, при этом степень торможения прямо зависит от концентрации кислоты и длительности воздействия. Хунек и Шрайбер (Huneck, Schreiber, 1972), испытав на четырех биотестах 33 лишайниковые кислоты, установили, что многие из них являются ростовыми ингибиторами в концентрациях 10^{-3} и 10^{-4} М и ростовыми стимуляторами в концентрациях 10^{-6} и 10^{-7} М.

Попытки идентифицировать ингибирующие начала водных лишайниковых экстрактов с известными лишайниковыми кислотами не всегда оказывались удачными. Так, экстракты из ряда лишайников были активны против вируса табачной мозаики даже в разведении 1 : 10 000, в то время как соответствующие лишайниковые кислоты даже в концентрации 0.1% лишь слегка изменяли активность вируса (Moycho и др., 1960). Миллер с сотрудниками (Miller и др., 1965) выделил из водного экстракта лишайника *Umbilicaria papulosa* два типа ростовых ингибиторов, но ни один из них не был идентичен лишайниковым кислотам. Трудно также объяснить ингибирующее действие лишайника *Peltigera canina* (Pyatt, 1967), который не содержит известных лишайниковых кислот. Вполне вероятно, что в ряде случаев носителями антибиотических и ингибирующих свойств могут быть еще не выявленные соединения, растворимые в воде.

---

[1] Под этим названием объединяют специфические, большей частью свойственные исключительно лишайникам вещества — производные простых фенолкарбоновых кислот, хотя многие из них не имеют кислотных свойств. В последнее время их чаще называют «лишайниковые вещества».

Большинство изученных лишайниковых кислот чрезвычайно слабо растворимо в воде, и на этом основании многие авторы считают, что в природных условиях их влияние исключается. Например, растворимость усниновой кислоты в воде составляет в среднем лишь 1±0.5 мг% (Федосеев, Якимов, 1960). Однако, как показал Малицкий (Malicki, 1970), усниновая кислота может вымываться из лишайников в почву и при этом значительно влиять на почвенную микрофлору: в почвах под лишайниками, содержащими усниновую кислоту, аммонифицирующих бактерий было в 100 раз меньше, чем на соседних участках. Также давно известна хелатирующая способность лишайниковых кислот; как считают Искандер и Сайерс (Iskander, Syers, 1971), лишайниковые кислоты, вопреки распространенному мнению, достаточно растворимы в воде и путем образования комплексов с металлами могут принимать участие в химическом выветривании пород.

Целью данной работы было исследование влияния водных вытяжек из лишайников и чистых лишайниковых кислот на прорастание семян и развитие проростков высших растений, а также изучение состава водных вытяжек. Об этом в литературе данных очень мало.

Методика

В опытах были использованы 3 вида лишайников, широко распространенных в Ленинградской области — *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia mitis* Sandst., *Cladonia rangiferina* (L.) Web.

Тест-объектами служили: семена пшеницы (сорт Диамант), фасоли (сорт Консервная), гороха (сорт Спартанец) и семена травянистых растений, чаще всего произрастающих рядом с лишайниками — мятлика *Poa pratensis* L. и овсяницы *Festuca pratensis* L., а также семена ели *Picea abies* (L). Karst. и сосны *Pinus sylvestris* L. — лесообразующих видов Ленинградской области.

Для получения водных вытяжек слоевища лишайников очищали, тщательно промывали и измельчали, затем настаивали с дистиллированной водой (соотношение навески и воды примерно 1 : 3) в течение 4 суток при температуре 4—5°. Полученную вытяжку фильтровали и использовали без разведения или из нее готовили разведенные растворы — 1 : 2; 1 : 4; 1 : 10 и 1 : 20. Контролем служили опыты с водой.

Семена, протравленные 0.01% раствором сулемы, раскладывали по 50 штук в стерильные чашки Петри на бумажные фильтры и обильно смачивали соответствующими растворами. Проращивали в термостате при 24°, а после появления проростков чашки экспонировали при естественном летнем освещении. Опыты ставили в трех повторностях. Учитывались следующие показатели: всхожесть семян, средняя длина побегов, вес побегов и корней 1000 проростков, а для фасоли и гороха — также появление боковых корней. Дыхательная активность корней определялась манометрическим методом Варбурга; поглощение кислорода выражали в мкл/час/100 мг сухого веса.

Обрацы чистых лишайниковых кислот были получены по методу Азахины и Шибаты (Asahina, Shibata, 1954) — усниновая кислота из лишайника *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Mass., атранорин — из *Evernia pru-*

nastri (L.) Ach. и фумарпротоцетраровая кислота — из *Cetraria islandica* (L.) Ach.

Для определения содержания лишайниковых кислот в водных вытяжках из лишайников 100 мл вытяжки взбалтывали в делительной воронке с равным количеством хлороформа; слой хлороформа отделяли и упаривали до 2 мл, после чего хроматографировали. Лишайниковые кислоты в слоевищах лишайников определяли, экстрагируя в аппарате Сокслета хлороформом на водяной бане при 80° в течение 2 часов навеску в 1 г воздушносухого таллома. Полученный хлороформный экстракт хроматографировали. Качественный анализ лишайниковых кислот проводили стандартным методом Кальберсон (Culberson, 1972) с использованием тонкослойных пластинок Силуфол-254. Атранорин и усниновую кислоту количественно определяли разработанным в нашей лаборатории методом (Вайнштейн, Равинская, 1971), несколько модифицированным в этой работе.

Результаты исследования

Характеристика водных вытяжек из лишайников. На рис. 1 представлена схема хроматограммы хлороформных экстрактов из водных вытяжек трех исследованных видов лишайников. В качестве свидетеля (рис. 1, *I*) использован ацетоновый экстракт из лишайника *Parmelia acetabulum* Duby, содержащий норстиктовую кислоту (рис. 1, *I*, *1*) и атранорин (рис. 1, *I*, *2*).

В лишайнике *Cetraria islandica*, по литературным данным (см. Culberson, 1969), найдены D- и L-протолихестериновые кислоты, L-лихестериновая, фумарпротоцетраровая, протоцетраровая и цетраровая кислоты; имеются сообщения о нахождении усниновой кислоты. В хлороформном экстракте из нашего образца *C. islandica* при просмотре в УФ-свете обнаружены 5 пятен; все они найдены также и в хлороформном экстракте из водной вытяжки этого лишайника, т. е. все лишайниковые кислоты способны переходить в водные растворы (рис. 1, *II*). Три пятна (*1*, *3*, *4*) идентифицированы как фумарпротоцетраровая, протолихестериновая и лихестериновая кислоты соответственно, два остались неидентифицированными.

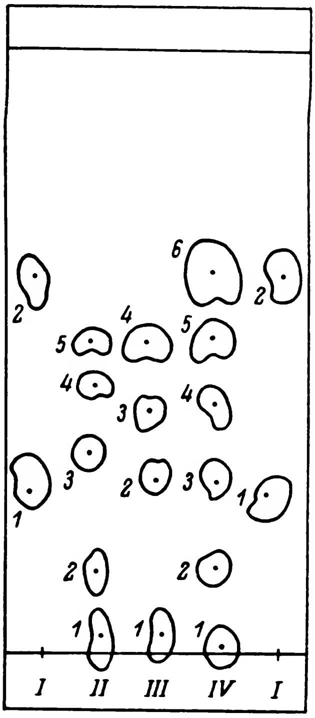


Рис. 1. Схема хроматограммы хлороформных экстрактов из водных вытяжек лишайников (растворитель C по: Culberson, 1972).

I — ацетоновый экстракт из лишайника *Parmelia acetabulum* Duby (свидетель): *1* — норстиктовая кислота, *2* — атранорин; *II* — водная вытяжка из лишайника *Cetraria islandica*: *1* — фумарпротоцетраровая+протоцетраровая (?) кислота, *2* — не идентифицировано, *3* — протолихестериновая кислота, *4* — лихестериновая кислота, *5* — не идентифицировано; *III* — водная вытяжка из лишайника *Cladonia mitis*: *1* — фумарпротоцетраровая кислота, *2* — рангиформовая кислота, *3* — псоромовая кислота, *4* — усниновая кислота; *IV* — водная вытяжка из лишайника *Cladonia rangiferina*: *1* — фумарпротоцетраровая кислота, *2*, *3*, *4*, *5* — не идентифицировано, *6* — атранорин.

В состав лишайника *Cladonia mitis*, согласно опубликованным данным (Culberson, 1969), входят следующие лишайниковые кислоты: рангиформовая, усниновая, псоромовая, фумарпротоцетраровая, норрангиформовая. Нами в самом лишайнике и в его водной вытяжке обнаружены 4 пятна (рис. 1, *III*), которые идентифицированы как фумарпротоцетраровая, рангиформовая, псоромовая и усниновая кислоты. Содержание усниновой кислоты в лишайнике составляет 0.7% на сухой вес, в водной вытяжке — 3.44 мг% (0.003%).

Лишайник *Cladonia rangiferina* содержит рангиформовую и фумарпротоцетраровую кислоты, атранорин, иногда усниновую кислоту (Culberson, 1969). В лишайнике и в водной вытяжке из него нами хроматографически выявлены 6 пятен (рис. 1, *IV*), из которых 1 и 6 идентифицированы как фумарпротоцетраровая кислота и атранорин. Содержание атранорина в лишайнике 0.34%, а в водной вытяжке — 2.04 мг% (0.002%).

Действие водной вытяжки из *Cetraria islandica*. Обработка семян водной вытяжкой из *Cetraria islandica* задерживала прорастание семян почти всех исследованных растений, за исключением пшеницы (табл. 1). Наиболее чувствительными оказались семена ели, самыми устойчивыми — семена фасоли.

Наблюдаемое ингибирование коррелировало с концентрацией вытяжки и наиболее сильно было выражено в вариантах без разведения. Как правило, тормозящее действие вытяжки сильнее всего сказывалось в первые дни прорастания, затем оно более или менее сглаживалось (рис. 2). К концу опыта у фасоли и гороха отмечалась задержка появления боковых корней, часто кончики корней утолщались и ослизнялись. У многих проростков этих видов, особенно в вариантах без разведения, наблюдались некротические пятна, потемнение корней, растения имели угнетенный вид.

По-разному реагировали на действие вытяжки из *Cetraria islandica* мятлик и овсяница — у первого средняя длина опытных проростков почти вдвое превышала длину контрольных; у овсяницы, напротив, средняя длина проростков опытных растений была в два раза меньше, чем контрольных (табл. 2).

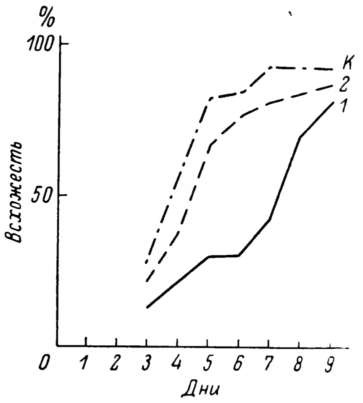


Рис. 2. Динамика прорастания семян *Festuca pratensis*, обработанных водной вытяжкой из лишайника *Cetraria islandica*.

1 — вытяжка без разведения, *2* — вытяжка с разведением 1 : 4, *К* — контроль (вода).

При резком увеличении длины побегов мятлика вес их не изменился по сравнению с контролем: в опыте развивались тонкие, вытянутые и слабые побеги. У ели также наблюдалось образование тонких слабых проростков в опыте; они не вытягивались, но резко уменьшалась их биомасса.

Определение интенсивности дыхания корней показало (табл. 3), что у опытных растений почти всех видов отмечается значительная активация дыхания. Исключение составляют пшеница и ель. Водная вытяжка из

ТАБЛИЦА 1

Действие водной вытяжки из лишайника *Cetraria islandica* на прорастание семян (в %)*

Концентрация вытяжки	Пшеница % к		Фасоль % к		Горох % к		Овсяница % к		Мятлик % к		Ель % к		Сосна % к	
	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр
Без разведения	99	97	61	67	24	42	43	46	44	53	10	13	30	65
Разведение 1 : 1	92	93	59	65	39	68	66	71	60	74	20	26	30	65
» 1 : 4	99	100	73	81	44	77	81	87	74	89	70	90	34	74
» 1 : 10	97	98	52	57	53	93	82	88	83	100	68	87	48	100.5
» 1 : 20	97	98	72	79	55	97	89	96	79	95	78	100	38	83
Контроль (вода)	99	100	91	100	57	100	93	100	83	100	78	100	46	100

---

* Здесь и в последующих таблицах приведен процент прорастания семян для гороха — на 2-е сутки, а для всех остальных растений — на 7-е сутки; исх. — количество проросших семян в процентах к исходному количеству; контр. — в процентах к количеству семян, проросших в контроле.

ТАБЛИЦА 2

Действие водной вытяжки из лишайника *Cetraria islandica* на развитие проростков
(вытяжка без разведения)

Показатели	Вариант	Овсяница	Мятлик	Ель	Сосна
Средняя длина проростков, мм	Опыт	22	19	18	42
	Контроль	45	9	21	52
Вес побегов 1000 растений, г	Опыт	1.71	0.25	0.04	2.30
	Контроль	1.56	0.24	0.52	2.50
Вес корней 1000 растений, г	Опыт	—	—	0.09	0.24
	Контроль	—	—	0.09	0.19

ТАБЛИЦА 3

Интенсивность дыхания корней растений, обработанных водной вытяжкой из лишайника *Cetraria islandica*
(в мкл O_2/1 час/100 мг сухого веса и в процентах к контролю)

Растения	Контроль (вода)	Разведение 1:4		Без разведения	
	мкл O_2	мкл O_2	%	мкл O_2	%
Пшеница	453±41	433±23	98	502±7	111
Горох	341±18	528±43	158	590±46	172
Овсяница	388±75	517±61	133	365±34	94
Ель	509±91	523±16	102	—	—
Сосна	187±11	329±11	175	385±35	205

Cetraria islandica, как указывалось выше, не влияла на прорастание семян пшеницы и развитие ее проростков, а у ели, несмотря на торможение прорастания и угнетение развития побегов, вес корней не изменялся.

Действие водной вытяжки из *Cladonia mitis*. Результаты изучения влияния водной вытяжки из этого лишайника на прорастание семян отражены в табл. 4. У большинства испытанных видов растений наблюдалось заметное торможение прорастания пропорционально концентрации вытяжки; лишь для сосны и ели отмечалась небольшая стимуляция при слабых концентрациях. Самая высокая степень торможения наблюдалась у фасоли и гороха, несколько меньшая у мятлика и овсяницы, очень незначительная у пшеницы.

Как и в опытах с *Cetraria islandica*, особенно четко проявляется задержка прорастания в первые дни, затем различие между опытными и контрольными вариантами в количестве проросших семян сглаживается. Водная вытяжка (во всех концентрациях) из *Cladonia mitis* стимулирует развитие проростков гороха и пшеницы; увеличивается масса побегов и корней, а у пшеницы заметно удлиняются проростки. В то же время у овсяницы резко угнетается развитие корней, а у мятлика (как и при действии вытяжки из *Cetraria islandica*) значительно (почти в 2 раза) вытягиваются проростки обработанных растений, но при этом они становятся более тонкими и вялыми (масса их не изменяется). На развитие проростков ели и сосны вытяжка из *C. mitis* (даже без разведения) практически не влияет, что в общем совпадает и с действием ее на прорастание их семян. Резко подавляется рост боковых корней у фасоли и гороха: в варианте без разведения вытяжки количество проростков с боковыми корнями у фасоли снижается до 27% (в контроле 77%) и у гороха до 29% (в контроле 73%).

ТАБЛИЦА 4

Действие водной вытяжки из лишайника *Cladonia mitis* на прорастание семян (в %) *

Концентрация вытяжки	Пшеница % к		Фасоль % к		Горох % к		Овсяница % к		Мятлик % к		Ель % к		Сосна % к	
	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.
Без разведения	67	84	31	39	24	35	43	47	31	41	22	91	48	92
Разведение 1 : 1	69	87	33	41	36	52	80	88	46	60	24	100	52	100
» 1 : 4	67	84	54	67	34	50	83	91	56	74	36	150	58	111
» 1 : 10	66	83	61	76	44	64	93	102	71	93	34	142	60	115
» 1 : 20	87	109	70	88	60	87	90	99	63	83	26	108	60	115
Контроль (вода)	80	100	80	100	69	100	91	100	76	100	24	100	52	100

---

* См. табл. 1.

Отрицательную корреляцию можно отметить между развитием корней и их дыхательной активностью: у пшеницы и гороха в опыте стимулируется развитие корней, а интенсивность дыхания их почти не изменяется или даже несколько ниже, чем в контроле; у овсяницы вытяжка угнетает развитие корней (биомасса снижается почти вдвое по сравнению с контролем), а дыхание резко усиливается.

Действие водной вытяжки из лишайника *Cladonia rangiferina*. Водная вытяжка из этого лишайника заметно тормозит прорастание семян фасоли и гороха, слегка — семян сосны, а на семена остальных видов не действует. Как и у двух других лишайников, тормозящее действие у вытяжки из *Cladonia rangiferina* особенно выражено в первые дни прорастания семян почти всех видов, затем оно ослабевает, а разведенная вытяжка (1 : 4) даже слегка стимулирует прорастание ряда растений. Стимулировала вытяжка (во всех разведениях) рост побегов гороха, овсяницы и ели, но при этом развитие корней у всех этих растений заметно угнеталось. У проростков мятлика при обработке вытяжкой из *C. rangiferina*, как и в опытах с вытяжками двух других лишайников, наблюдалось усиленное вытягивание проростков, длина которых была вдвое больше, чем в контроле.

Действие чистых лишайниковых кислот. Опыты с чистыми лишайниковыми кислотами проводились по той же схеме. Использовали насыщенные водные растворы полученных нами лишайниковых кислот: атранорина усниновой и фумарпротоцетраровой. Результаты опытов представлены в табл. 5.

Как следует из приведенных данных, водные растворы лишайниковых кислот почти не влияют на прорастание семян; некоторое снижение

ТАБЛИЦА 5

Действие водных растворов лишайниковых кислот на прорастание семян (в %)

Вариант опыта	Пшеница % к		Горох % к		Овсяница % к		Мятлик % к		Ель % к		Сосна % к	
	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.	исх.	контр.
Усниновая кислота	89	92	—	—	76	89	55	84	76	93	71	100
Контроль (вода)	97	100	—	—	85	100	65	100	82	100	71	100
Фумарпротоцетраровая кислота	89	98	54	128	89	100	59	97	76	94	—	—
Контроль (вода)	91	100	42	100	89	100	61	100	81	100	—	—
Атранорин	93	102	53	78	—	—	59	118	75	97	73	97
Контроль (вода)	91	100	68	100	—	—	50	100	77	100	75	100

всхожести можно отметить лишь в варианте с усниновой кислотой (пшеница, мятлик, овсяница) и с атранорином (горох).

Как и для вытяжек из лишайников, для действия лишайниковых кислот характерна задержка прорастания в первые дни, хотя она и не так выражена. Развитие проростков в основном протекает нормально; лишь у ели и сосны обработка усниновой кислотой вызывает уменьшение массы корней и длины проростков. Несколько угнетает развитие корней у мятлика и овсяницы фумарпротоцетраровая кислота, а под действием атранорина происходит вытягивание проростков мятлика. Под влиянием усниновой и фумарпротоцетраровой кислот заметно тормозится появление боковых корней у проростков гороха (на 32—40% по сравнению с контролем). Дыхание корней проростков в опыте во всех вариантах остается на уровне контроля.

Обсуждение результатов

Проведенные нами опыты показали, что водные вытяжки из лишайников трех исследованных видов тормозят прорастание семян высших растений, что согласуется с литературными данными. Особенно характерно снижение энергии прорастания, вследствие чего семена опытных растений прорастают позже контрольных, и хотя впоследствии это отставание почти сходит на нет, опытные растения остаются ослабленными и часто имеют ненормально развитые тонкие слабые побеги. В природных условиях такое тормозящее влияние лишайников, видимо, может иметь существенное значение для развития поростков травянистых растений, для которых время их появления и роста является порой решающим фактором выживания.

Самым сильным тормозящим действием обладала вытяжка из *Cetraria islandica*; виды *Cladonia* оказались менее активными. Наиболее чувствительными к действию всех трех видов лишайников были двудольные — горох и фасоль; при этом сильнее всего страдала корневая система: кончики корней, как правило, утолщались и ослизнялись, отсутствовали корневые волоски, задерживалось появление боковых корней. Угнетение развития корней отмечалось и у других растений, в большинстве случаев оно сопровождалось усилением дыхательной активности, иногда довольно значительным. Повышение интенсивности дыхания в данном случае можно рассматривать как одну из сторон ответных защитных реакций организма на действие повреждающих факторов.

Ингибирующий эффект экстрактов из лишайников может быть связан, с одной стороны, с их способностью увеличивать проницаемость клеточных мембран (Follmann, Villagràn, 1965), с другой — с их антимитотическим действием. Под влиянием антимитотических агентов наряду с торможением деления клеток возможна активация их растяжения, что часто приводит к вытягиванию органов или их участков. По-видимому, именно этим объясняется вытягивание проростков мятлика и ели при действии вытяжек из лишайников.

Чем же можно объяснить слабое действие водных растворов чистых лишайниковых кислот, которые, как известно, обладают выраженной антибиотической активностью? Прежде всего их низкой концентрацией, так как растворимость данных веществ в воде чрезвычайно мала: для атранорина — 0.5 мг%, для усниновой кислоты — 1.0 мг%, для фумарпротоцетраровой кислоты — 4.8 мг%. Однако содержание атранорина и усниновой кислоты в водных вытяжках из лишайников намного выше, чем можно было бы предполагать на основе данных о их растворимости: оно в 3—4 раза выше, чем в водных растворах. По-видимому, растворимость лишайниковых кислот в вытяжке — многокомпонентной системе — существенно увеличивается. С другой стороны, в вытяжках из лишайников, как показали анализы (рис. 1), мы имеем дело не с одним веществом, а с целым комплексом лишайниковых кислот и, возможно, и с иными, еще не выявленными соединениями. Следует подчеркнуть, что хотя действие водных растворов лишайниковых кислот было намного слабее, чем действие вытяжек, они оказывали сходное по своему характеру влияние на прорастание семян и развитие проростков.

Биологическая активность специфических лишайниковых кислот чаще всего обсуждается в связи с их бактериостатическими и фунгистатическими свойствами, а также в связи с их способностью влиять на почвообразование. В свете приведенных данных о сильном тормозящем действии лишайников на прорастание семян становится ясным, что при оценке их роли в экосистемах, особенно в лесных биогеоценозах, указанные свойства следует учитывать в большей степени, чем это делалось до сих пор.

ЛИТЕРАТУРА

Вайнштейн Е. А., А. П. Равинская. (1971). Количественное определение атранорина в лишайниках. Растит. ресурсы, 7, 1. — Федосеев К. Г., П. А. Якимов. (1960). Получение усниновой кислоты из лишайников. II. Растворимость усниновой кислоты и ее солей. Тр. Лен. хим.-фарм. инст., 9. — Asahina Y., S. Shibata. (1954). Chemistry of lichen substances. — Barbalić L. (1963). Beitrag zur Kenntnis der Einwirkung von L-Usninsäure auf höhere Pflanzen. Qualitas Plant. et Mater. Vegetabiles, 9, 3. — Burzlaff D. F. (1950). The effect of extracts from the lichen *Parmelia malliuscula* upon seed germination and upon growth rate of fungi. J. Colorado-Wyoming Acad. Sci., 4, 2. — Culberson Ch. F. (1969). Chemical and botanical guide to lichen products. — Culberson Ch. F. (1972). Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thin-layer chromatographic method. J. Chromatography, 72, 2. — Follmann G. (1965). Flechtenstoffe und Stecklingsbewurzelung. Naturwissenschaften, 52, 10. — Follmann G., M. Nakagawa. (1963). Keimhemmung von Angiospermensamen durch Flechten. Naturwissenschaften, 50 22. — Follmann G., V. Villagrán. (1965). Flechtenstoffe und Zellpermeabilität. Zeitschr. Naturforsch., 20b, 7. — Gerola F. M. (1947). Pressati lichenici et mitosi cellulari. Atti Nazionale Lincei Rendic. Class. Fis.-Mat., 3, 3. — Giordano G. (1950). Il consomo di ossigeno in tessuti vegetali trattati con estratti lichenici. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 57. — Huneck S., K. Schreiber. (1972). Wachstumsregulatorische Eigenschaften von Flechten- und Mossinhaltsstoffen. Phytochemistry, 11, 8. — Iskandar I. K., J. K. Syers. (1971). Solubility of lichen compounds in water: pedogenetic implications. Lichenologist, 5, 1—2. — Malicki J. (1970). The influence of the species of *Cladonia* genus on bacterial relation in the soil of Peucedano-Pinetum association. Ann. Univ. Marie Curie. Sklodowska, 25C, 11. — Miller E. V., C. E. Griffin, T. Schaepers, M. Gordon. (1965). Two types of growth inhibitors in extracts of *Umbilicaria papulosa*. Bot. Gaz., 126, 2. — Moycho M., M. Gubánski, T. Kedzira. (1960). Tobacco mosaic virus (TMV) inhibitors in lichens. Bull. Acad. Polon. Sci., 8, 5. — Pyatt B. F. (1967). The inhibitory influence of *Peltigera canina* on the germination of graminaceous seeds and the subsequent growth of the seedling. Bryologist, 70, 3. — Rondon Y. (1968). Action sur la germination de l'extrait du lichen *Parmelia furfuracea* (L.) Ach. var. *olivetorina* (Zopf) Zahlbr. Bull. Soc. bot. France, 115, 3—6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 10 VIII 1974.

УДК 537.213 : 581.17 : 582.271

Э. Б. Мотеюнене, И. Ю. Трайнаускайте, Л. Н. Воробьев

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *CHAROPHYTA*

E. B. MOTEUNENE, I. YU. TRAINAUSKAITE, L. N. VOROBYOV.
ELECTROPHYSICAL PROPERTIES OF SOME *CHAROPHYTA* SPECIES

По величине мембранных потенциалов клетки 8 исследованных нами видов *Charophyta* разделяются на 3 группы: *Nitellopsis* (—200 мв), *Chara* (—150—180 мв), и *Nitella* (—130 мв). Результаты электрофизиологических исследований в сопоставлении с литературными данными по экологии, морфологии и палеонтологии харовых водорослей подтверждают таксономическое своеобразие рода *Nitellopsis* и необходимость его выделения в таксон надродового ранга.

Харовые водоросли, впервые введенные в практику физиологических экспериментов в начале XX в., стали одним из классических объектов изучения многих аспектов биологии клетки (Воробьев, 1974). Успехи в познании таких общебиологических проблем, как проницаемость мембран, генерирование биологической энергии, возбудимость (Рубинштейн, 1947; Osterhout, 1957; Hope, 1971, и др.), движение протоплазмы (Камия, 1962), загрязнение среды, — обязаны во многом достоинствам этого тест-объекта: «гигантским» размерам клеток харофитов, четкому последовательному расположению их внутриклеточных фаз (клеточная оболочка, цитоплазма и вакуоль), большой центральной вакуоли.

Характерной чертой исследований физико-химических и эколого-физиологических особенностей харовых водорослей является постоянное увеличение числа используемых видов (Hope, 1971; Воробьев, 1974). Это — *Nitella flexilis*, *N. mucronata*, *N. translucens*, *N. syncarpa*, *Chara corallina*, *Nitellopsis obtusa* и др. Однако не все они относятся к «хорошим», «устоявшимся» видам, идентификация которых не вызывает разногласий харологов. В настоящее время продолжается дальнейшее развитие систематики *Charophyta*, и исследователи встречаются с различными классификациями (Wood, Imahori, 1965; Красавина, 1971; Голлербах, 1973). А между тем физиологам и биофизикам необходимо точно знать морфологические особенности и видовую принадлежность изучаемых объектов, с тем чтобы публикуемые материалы отражали характерные черты тех или иных популяций харофитов (Голлербах, 1973; Минкявичус, 1973).

В данной работе мы поставили своей задачей сопоставить некоторые электрофизиологические характеристики (мембранные потенциалы) различных видов харовых водорослей, относящихся к разным родам и подсемействам, чтобы собрать дополнительный материал для систематиков. Мы полагали также, что биофизические характеристики клеточных мембран дадут нам и более полную информацию об особенностях проницаемости и метаболизма этих видов in vivo (Воробьев, Тарусов, 1974).

Методика

Объектом наших исследований, исходя из рекомендаций М. М. Голербаха (1973 : 20), были выбраны 8 видов *Charophyta*, которые образуют в озерах Литвы хорошо развитые популяции: *Nitella syncarpa* (Thuill.) Kütz., *N. mucronata* (A. Br.) Miquel, *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J. Groves, *Chara tomentosa* L., *Ch. rudis* A. Br., *Ch. polyacantha* A. Br., *Ch. fragilis* Desv., *Lychnothamnus barbatus* (Meyen) v. Leonh.

Большинство видов (первые 6) были собраны в оз. Жувинтас, в котором обитают 18 видов харовых водорослей. Это эвтрофное озеро с максимальной глубиной 2.5 м и прозрачностью до 2 м (Климкайте, 1965). По нашим данным, концентрация калия в озере составляет $4 \cdot 10^{-5}$ М, натрия — $3 \cdot 10^{-4}$ М, кальция — $1 \cdot 10^{-3}$ М, pH 7.5—8.0. Грунт — сапропель, ил. Выбранные нами виды занимают значительные площади подводных лугов в оз. Жувинтас, а некоторые из них (*Nitellopsis obtusa*, *Chara tomentosa*, *Ch. rudis*) широко распространены и в других водоемах Литвы. Значительно реже встречаются представители подсем. *Nitelloideae*.

В наших исследованиях мы использовали также *Nitella syncarpa* и *Chara fragilis* из канала Траку Воке, дно которого покрыто зарослями этих водорослей. Глубина канала 0.8 м, течение слабое, грунт — торф, ил. Химический состав его воды, по нашим данным, следующий: $2 \cdot 10^{-5}$ М K^+, $1 \cdot 10^{-4}$ М Na^+, $1 \cdot 10^{-3}$ М Ca^{2+}, pH 7.8.

Мы начали изучать также представителя рода *Lychnothamnus barbatus* L. Это интересный и редкий вид харовых, в Литве он встречается в четырех озерах, в том числе и в Зеленом озере (Трайнаускайте, 1970), где довольно обилен.

У исследованных нами видов *Charophyta* мы измеряли разность мембранных электрических потенциалов между вакуолью клеток и средой с помощью стандартной микроэлектродной техники (Воробьев, 1970; Хитров, 1973; Федулов, Воробьев, 1973). Собранные водоросли находились в аквариумах с озерной водой. В опытах использовали интернодальные клетки (первую или вторую от верхушки) с высоким тургорным давлением и быстрым движением цитоплазмы (около 70 мкм/сек.). Во время опыта клетка находилась в камере с постоянным протоком озерной воды (рис. 1) при температуре 20—22° и рассеянном свете.

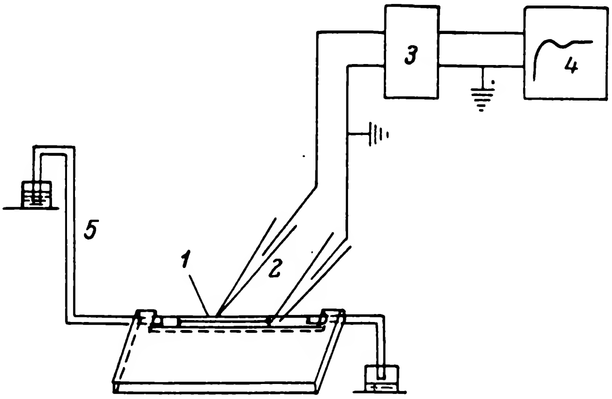


Рис. 1. Принципиальная схема измерений мембранных потенциалов в клетках харовых водорослей.

1 — камера с клеткой водоросли; 2 — микроэлектроды (измерительный и сравнения); 3 — электрометр; 4 — электронный самопишущий потенциометр; 5 — система смены растворов.

Результаты исследования

Наиболее удобными для микроэлектродных измерений оказались клетки *Nitelloideae*, оболочка которых прозрачная и тонкая. Микроэлектрод легко вводится в клетку, и хорошо видно положение его кончика в ней. Однако у видов этого подсемейства чаще, чем у других, наблюдается характерная реакция образования цитоплазматического «чехольчика» около кончика микроэлектрода и падение мембранного потенциала до уровня потенциала клеточной оболочки — 30—50 мв.

Верхушечные клетки *Nitellopsis obtusa* также достаточно прозрачны, но их оболочка толще и сильнее инкрустирована; поэтому микроэлектроды вводить значительно труднее. Жесткие оболочки также у *Ch. rudis*, *Ch. fragilis* и *Ch. polyacantha*. Менее жесткие клеточные стенки у *Ch. tomentosa* и *Lychnothamnus barbatus*; эти виды, по нашему мнению, могут использоваться в электрофизиологических исследованиях наряду с другими «хорошими» видами *Nitella* и *Nitellopsis*.

Нами было замечено, что после введения микроэлектрода в клетку измеряемая разность потенциалов между вакуолью и внешней средой устанавливается не сразу. Обычно устойчивое значение мембранных потенциалов, которое оценивалось нами в сравнительных исследованиях восьми видов харовых водорослей, достигалось через 1—2 часа; поэтому опыты мы часто проводили в течение 1—4 часов, а в нескольких контрольных измерениях — по 12 часов. По нашим наблюдениям, наименьшее время установления стационарного значения биоэлектрических потенциалов было у клеток *Chara* (около 30 мин.), затем у клеток *Nitella* около 60 мин., а у клеток *Nitellopsis obtusa* оно составляло 90—120 мин.

Величины измеренных мембранных потенциалов у восьми видов харофитов распределились следующим образом (см. таблицу).

Наиболее высокие мембранные потенциалы харофитов (все они имели знак минус в вакуоли) были зарегистрированы у клеток *Nitellopsis obtusa* —200 мв, наименьшие — у клеток *Nitella* — около —125—130 мв, и промежуточное положение заняли клетки *Chara*—150—180 мв. Инте-

Мембранные потенциалы (МП, мв) некоторых видов *Charophyta*

Вид	Место сбора	Число измерений	МП, мв
Nitella syncarpa	Канал Траку Воке	73	—127±3.0
N. syncarpa	Оз. Жувинтас	17	—124±4.0
N. mucronata	То же	26	—129±2.0
Chara polyacantha	» »	13	—147±7.0
Ch. tomentosa	» »	21	—164±3.0
Ch. rudis	» »	19	—159±5.0
Ch. fragilis	Канал Траку Воке	25	—171±5.0
Lychnothamnus barbatus	Зеленое озеро	6	—170±9.0
Nitellopsis obtusa	Оз. Жувинтас	68	—199±3.0

ресно, что виды *Nitella* в двух разных водоемах (см. таблицу) имели весьма близкие биоэлектрические характеристики. У четырех исследованных нами видов *Chara* уже можно отметить некоторую разницу величин биопотенциалов: *Ch. tomentosa* и *Ch. rudis* (первая группа) и *Ch. polyacantha* (вторая группа) со сравнительно небольшими размерами клеток имели потенциалы —147—164 мв, а потенциал покоя клеток *Ch. fragilis* был около —180 мв.

Характерной особенностью клеток *N. obtusa* явилась нечувствительность их мембранных потенциалов к изменению концентраций хлоридов K^+ и Na^+ в озерной воде (рис. 2) в диапазоне 10^{-4}—10^{-2} М. Лишь повышение содержания калия в среде до 10^{-1} М приводило, по-видимому, к «пробою» плазмалеммы (Воробьев и др., 1972) и появлению K^+-проницаемости. Клетки *Chara* (рис. 2) в этих условиях обнаружили типичные K^+-зависимости мембранного потенциала и K—Na-избирательную проницаемость.

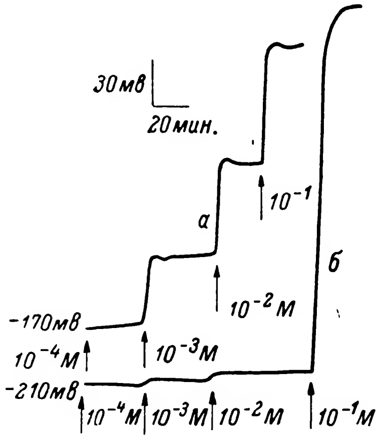


Рис. 2. K^+-зависимость мембранных потенциалов клеток *Chara fragilis* (*а*) и *Nitellopsis obtusa* (*б*).

Стрелками отмечены последовательные изменения концентраций KCl в среде.

Обсуждение

Проведенные нами электрофизиологические исследования восьми видов харофитов свидетельствуют о различиях в функционировании их мембранных систем. По величине мембранных потенциалов выделяются три группы видов: *Nitellopsis*, *Chara* и *Nitella*. *Lychnothamnus* по своим характеристикам занимает промежуточное положение между *Nitellopsis* и *Nitella* и приближается к видам *Chara*. Последнее, по-видимому, естественно, поскольку два рода, *Lychnothamnus* и *Chara*, относятся к одному подсем. *Charoideae*, а виды *Nitella* образуют подсем. *Nitelloideae* (Dambska, 1964; Голлербах, 1973; Минкявичус, 1973).

Однако систематическое положение *Nitellopsis* менее ясно. Согласно нашим данным, этот род по своим электрофизиологическим характеристикам довольно четко отличается от других родов подсем. *Charoideae*. Литературные данные (Stolarek, 1969; Трайнаускайте, 1970; Воробьев и др., 1972; Шаркинене, Трайнаускайте, 1973; Сакалаускене, Трайнаускайте, 1973) также указывают на значительные эколого-физиологические различия *Nitellopsis* и *Chara*. У всех видов *Charoideae* хорошо выражено половое размножение, а *Nitellopsis* в основном размножается вегетативным способом (бульбилами) и очень редко ооспорами. За последние 4 года нам удалось только 1 раз обнаружить *Nitellopsis obtusa* с антеридиями (29 IX 1973) в Зеленом озере и 1 раз с оогониями (3 X 1973) в оз. Жувинтас.

Распределение биоэлектрических потенциалов у исследованных нами харофитов имеет и такую особенность: у клеток *Chara* их потенциалы покоя обнаруживают очень близкое соответствие с распределением ионов калия между вакуолярным соком и внешней средой (Воробьев, 1970); это может указывать на минимальные энергетические затраты клеток для поддержания K^+-асимметрии. У клеток *Nitella* мембранные потенциалы меньше K^+-равновесного потенциала (Хитров, Воробьев, 1971), а у клеток *Nitellopsis* они существенно выше тех потенциалов, которые могут быть созданы градиентом ионов K^+ между клеткой и средой (Воробьев и др., 1972). Последнее обстоятельство может свидетельствовать о том, что генерирование биопотенциалов в клетках *Nitellopsis* тесно сопряжено с процессами электрогенного активного транспорта ионов и энергией метаболизма. Возможно, что благодаря этому клетки *Nitellopsis* имеют самые большие размеры среди харофитов (по нашим данным до 1.2 мм в диаметре и до 25 см длиной) и могут легко адаптироваться к средам различного ионного состава (пресноводные озера и солоноватые воды Балтийского моря).

Исследования по морфологии и палеонтологии харовых водорослей также привели к существенным изменениям в оценке систематических признаков *Nitellopsis* (Красавина, 1971). По строению генеративных и вегетативных органов *Nitellopsis* является промежуточным между подсем. *Nitelloideae* и подсем. *Charoideae*; с первым его сближает строение таллома и листьев, а со вторым — строение оогониев. Исследования Л. К. Красавиной (1971 : 106) показали также, что ископаемые ооспоры *Nitellopsis obtusa* по строению известковых оболочек значительно отличаются от ооспор других ныне живущих видов харовых водорослей.

Все эти факты в сопоставлении с нашими электрофизиологическими исследованиями, по-видимому, подтверждают таксономическое своеобразие рода *Nitellopsis* и необходимость его выделения в таксон надродового ранга (Красавина, 1971).

Авторы считают своим долгом поблагодарить М. М. Голлербаха и А. И. Минкявичуса за полезные советы, а также Д. Марчюленене, Р. Душаукскене, Ю. П. Федулова, А. Смильгевичуса и Р. Жилюкаса за помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Л. Н. (1970). Особенности генерации биоэлектрических потенциалов в растительных клетках. Тр. МОИП, 45. — Воробьев Л. Н. (1974). Первый всесоюзный симпозиум «Харовые водоросли и их использование в биологических исследованиях». Бот. ж. 59, 7. — Воробьев Л. Н., Л. Гоштаутайте, А. И. Литвинов, П. В. Мельников, Э. Мотеюнене, Ю. П. Федулов, Ю. А. Хитров. (1972). Регулирование проницаемости мембранной системы клеток харовых водорослей. В сб.: Биофизика мембран, II. Каунас. — Воробьев Л. Н., Б. Н. Тарусов. (1974). Биофизические исследования на Звенигородской биологической станции и направления их развития. В сб.: Экологическая физиология и биогеоценология. МГУ, М. — Голлербах М. М. (1973). Современные направления в морфологии и систематике харовых водорослей. В сб.: Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Вильнюс. — Камия Н. (1962). Движение протоплазмы. ИЛ, М. — Климкайте И. Н. (1965). Гидрохимическая характеристика озер юго-восточной Литвы. Автореф. канд. дисс. — Красавина Л. К. (1971). Сравнительное изучение современных и ископаемых харофитов: плодоношение *Nitellopsis obtusa* и гирогониты видов *Tectochara*. Бот. ж., 56, 1. — Минкявичус А. И. (1973). Понятие вида у харовых водорослей и их использование в качестве модельных объектов. В сб.: Харовые водоросли и их использование в исследованиях биологических процессов клетки. Вильнюс. — Рубинштейн Д. Л. (1947). Общая физиология. — Сакалаускене Е. П., И. Ю. Трайнаускайте. (1973). Химический состав некоторых харовых водорослей водоемов Литовской ССР. В сб.: Харовые водоросли и их использование в исследованиях биологических процессов клетки. Вильнюс. — Трайнаускайте И. Ю. (1970). Харовые водоросли (*Charophyta*) в водоемах Литовской ССР.

Автореф. канд. дисс. — Федулов Ю. П., Л. Н. Воробьев. (1973). Некоторые данные о биоэлектрических свойствах бесцветных и зеленых клеток *Nitellopsis obtusa* при нормальных и низких положительных температурах. В сб.: Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Вильнюс. — Хитров Ю. А. (1973). Влияние солевого состава среды на электрохимические свойства клеток харовых водорослей. Автореф. канд. дисс. — Хитров Ю. А., Л. Н. Воробьев. (1971). Определение активности ионов калия в цитоплазме и вакуоли клеток *Nitella* K^+-чувствительным микроэлектродом нового типа. Физиол. раст., 18, 5. — Шаркинене И. Б., И. Ю. Трайнаускайте. (1973). Экология харовых водорослей Литовской ССР. В сб.: Харовые водоросли и их использование в исследованиях биологических процессов клетки, Вильнюс. — Dambska I. (1964). *Charophyta*-Ramienice. Flora slodkowodna Polski, 13. — Hope A. B. (1971). Ion transport and membranes; biophysical outline. — Stolarek J. (1968). Ionic relations and electrophysiology of single cells of *Characeae*. Acta Soc. Bot. Polon., 37, 3. — Osterhout W. I. V. (1957). The use of aquatic plants in the study of some fundamental problems. Ann. Rev. Plant Physiol., 8, 1. — Wood R., K. Imahori. (1965). Monograph of *Characeae*.

Институт ботаники
Академии наук Литовской ССР
и
Московский государственный университет.

Получено 25 III 1974.

УДК 581.9 : 57 : 582.683.2 (470.42)

М. Лготска, В. Ф. Войтенко

LEPIDIUM DENSIFLORUM SCHRAD. В УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ДАННЫЕ О БИОЛОГИИ ЕГО СЕМЯН

M. LHOTSKÁ, V. F. VOITENKO. *LEPIDIUM DENSIFLORUM* SCHRAD. IN ULYANOVSK DISTRICT AND DATA ON THE BIOLOGY OF ITS SEEDS

В октябре 1973 года мы посетили искусственно созданный мол-волнолом, отделяющий основную акваторию Волги (Куйбышевское водохранилище) от территории Ульяновского речного порта в пределах г. Ульяновска. Искусственное водохранилище на месте старой Волги возникло в 1957 г. Протяженность мола 1600 м, ширина 50 м, удаленность от берега 80—100 м. Боковые склоны мола покрыты бетонными плитами, верхний гребень его засыпан гравием и щебнем. На насыпи, а также в расщелинах между плит — относительно богатая растительность.

Флора мола представлена 66 видами цветковых растений, принадлежащими 57 родам из 25 семейств.[1] Здесь нами был обнаружен в большом количестве представитель сем. крестоцветных — *Lepidium densiflorum* Schrad.[2] Растения находились в фазе плодоношения.

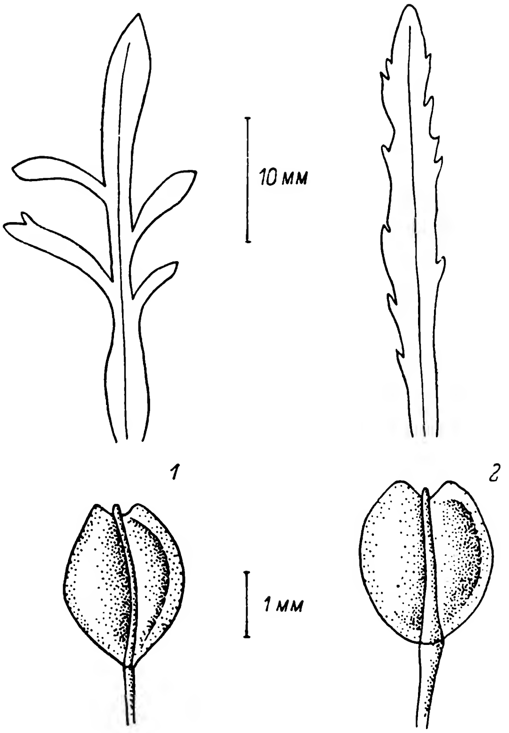
L. densiflorum — заносный вид. Его родина — Сев. и Центр. Америка, где он произрастает на песчаных почвах. Вид распространен во многих европейских странах — Австрии, Бельгии, Великобритании, Венгрии, ГДР, Дании, Италии, Нидерландах, Норвегии, Польше, Финляндии, ФРГ, Чехословакии, Швейцарии. Этот вид широко распространен на западе европейской части СССР, от Карелии и Эстонии до лесостепной Украины.

В последнем издании «Флоры средней полосы европейской части СССР» (Маевский, 1964) он указывается как заносный вдоль путей сообщения в Ярославской, Московской, Курской, Воронежской и Саратовской областях. Указания на встречаемость его в Ульяновской области в литературе отсутствуют.

---

[1] Сведения взяты из рукописи В. Н. Кувшиновой и Л. М. Хусаиновой «Флора мола-волнолома Ульяновского речного порта с анализом способов дисперсии» (Ульяновск, 1973). Рукопись хранится в Лаборатории биологии семенного размножения Ульяновского педагогического института.

[2] Собранный нами материал был просмотрен в Отделе синантропных растений Ботанического института в Праге д-ром В. Ехликом.



Стеблевые листья (×5) и плоды (×15) *Lepidium ruderale* L. (*1*) и *L. densiflorum* Schrad. (*2*). (Рис. Z. Lhoťský).

L. densiflorum в окрестностях г. Ульяновска находили и раньше, в 1971 г. (Ю. А. Пчелкин, устное сообщение). По-видимому, он не так редок, но из-за близкого внешнего сходства с более обычным видом *L. ruderale* L. часто просматривается. От последнего он отличается отсутствием неприятного запаха, прямым, чаще всего разветвленным от середины стеблем, опушением из головчатых волосков, почти цельными листьями, более округлой формой стручочков (см. рисунок). •

С семенами, собранными в изученном местообитании, были проведены опыты по проращиванию в лабораторных условиях. Непосредственно после сбора они прорастают медленно. После непродолжительного хранения семена хорошо прорастают при комнатной, переменной и пониженной температурах. Нарушение целостности семенной кожуры ускоряет прорастание и повышает процент всхожести семян (табл. 1).

Как видно также из табл. 1, повышенные температуры ингибируют прорастание. Семена после пребывания в набухшем состоянии при высоких температурах впадают в состояние вторичного покоя (табл. 2).

В природе семена прорастают осенью и ранней весной. Вид размножается только семенами.

Временно́й тип диссеминации *L. densiflorum* — тахиспоричный — гемибрадиспоричный.[3] Семена распространяются, главным образом, агес-

ТАБЛИЦА 1

Прорастание семян *Lepidium densiflorum* Schrad. после трех месяцев хранения в лаборатории

Условия прорастания	Дни прорастания			
	2	4	6	10
	количество проросших семян, %			
Комнатная температура (18—22°)				
а) ненарушенная теста	72	76	76	88
б) теста с импакцией	96	100	—	—
Пониженная температура (10—14°)	0	68	98	100
Переменная температура (10—14° — 12 час.) (18—22° — 12 час.)	0	64	100	—
Повышенная температура (32°)	0	0	0	0

---

[3] Тахиспоричные виды растений рассеивают свои диаспоры сразу же после их созревания. Гемибрадиспория — промежуточный тип между тахиспорией и брадиспорией (длительное сохранение диаспор на растении; при этом диссеминация отодвигается на зимний период и даже до следующего вегетационного сезона). (См. Jehlik, Lhotská, 1970; Müller-Schneider, Lhotská, 1971).

тохорно. (термин Левиной, 1944). Согласно Гейни с соавторами (Hejný и др., 1973), семена рассматриваемого вида часто перевозятся в Европу с североамериканского материка с зерном пшеницы, ячменя, овса и ржи, а также распространяются на большие пространства во время военных действий.

ТАБЛИЦА 2

Прорастание семян *Lepidium densiflorum* Schrad. при комнатной температуре после трех месяцев хранения в лаборатории и 10 дней пребывания при температуре 36°

Дни прорастания			
10	20	30	40
количество проросших семян, %			
0	36	44	48

L. densiflorum должен быть включен в список флоры Ульяновской области.

ЛИТЕРАТУРА

Левина Р. Е. (1944). К вопросу об антропохории. Сов. бот., 3. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Hejný S., V. Jehlik, K. Kopecký, Z. Kropáč, M. Lhotská. (1970). Karanténni plevele, Československa. — Jehlik V., M. Lhotská. (1970). Přispěvek k poznáni rozšiřeni a karpobiologii nekterych synantropnich rostlin z Průhonického parku, Průhonic a z údoli Botiče. Studie ČSAV. — Müller-Schneider P., M. Lhotská. (1971). Zur Terminologie der Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Folia Geobot. Phytotax., Praha, 6.

Ботанический институт
Академии наук ЧССР,
г. Прага
и
Ульяновский педагогический институт,
г. Ульяновск.

Получено 22 VII 1974.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 582.03.035 : 581.3 : 581.132

З. М. Эйдельман, О. Ф. Попова

СТАНОВЛЕНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ПРИ ЗЕЛЕНЕНИИ ЭТИОЛИРОВАННЫХ ПРОРОСТКОВ

S. M. EIDELMAN, O. F. POPOVA. ESTABLISHMENT OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS IN THE PROCESS OF GETTING GREEN OF ETIOLATED SEEDLINGS

В обзоре приводятся работы, посвященные исследованию становления фотосинтетического аппарата в процессе зеленения этиолированных проростков. Рассматриваются вопросы, связанные с изучением взаимозависимости между биосинтезом пигментов пластид, появлением активности ферментов, формированием сложных ультраструктур хлоропластов и возникновением условий для осуществления частных реакций фотосинтеза.

При зеленении этиолированных растений под влиянием света происходит ряд сложных превращений: одновременно с биосинтезом пигментов пластид и включением в действие широкого спектра ферментов, участвующих в распаде и синтезе органических веществ, происходит формирование сложнейших ультраструктур хлоропласта и возникает способность к осуществлению фотохимических реакций. Именно поэтому во многих исследованиях, связанных с изучением реакций фотосинтеза, широко используется такая рационально построенная «самосборная» физиологическая модель, как зеленеющее растение.

Биосинтез зеленых пигментов

Классические работы В. Н. Любименко, проведенные совместно с Н. А. Монтеверде (Lubimenko, Monteverde, 1911; Любименко, Монтеверде, 1913), положили начало интенсивному изучению образования хлорофилла при зеленении. Исследованиями последних лет выяснено, что в этиолированных проростках растений синтезируется по меньшей мере два [1] протохлорофилловых пигмента (П) с максимумами поглощения 635 и 650 нм, образующих комплексы с белками (протохлорофиллид-протохлорофилл-голохромы). Результаты новейших исследований привели к выводу, что П635 является мономерной (или менее плотно упакованной) формой пигмента, а П650 — агрегированной формой (Butler, Briggs, 1966; Fradkin и др., 1969; Акулович и др., 1973). Шибата (Shibata, 1957), а также Сиронваль с сотрудниками (Sironval и др., 1965) считают, что у ряда видов растений П650 является доминирующей формой протохлорофилловых пигментов, образующейся на ранних этапах развития этиолированных проростков; по мере увеличения их возраста растет количество коротковолновой формы — П635. Однако детальное изучение многих видов травянистых и древесных растений, выращенных в темноте и различающихся по возрасту, четко показало, что у этих растений первичной является форма П635; с увеличением возраста этиолированных растений возникают спектральные сдвиги, характерные для превращения мономерных форм протохлорофилловых пигментов в агрегированные. При этом скорость превращения зависит не только от возраста растений, но и от условий их произрастания и физиологического состояния (Годнев и др., 1968; Акулович и др., 1970; Thorne, 1971; Klein, Shiff, 1972). Аналогичные данные были получены при исследовании этиолированных проростков мутантов кукурузы (Ланг и др., 1969) а также некоторых видов низших растений, в частности эвглены (Brody, 1969).

---

[1] В работах ряда авторов (Dujardin, Sironval, 1970; Thorne, 1971, и др.) указано, что в этиолированных проростках обнаружена также фотохимически неактивная форма пигмента П627 – 628, на долю которой приходится только 10—15% от общего количества протохлорофилловых пигментов. В тканях внутренних оболочек семян тыквы найдены также формы П625, П650 и П672 (Голод, 1972).

Выяснено, что обе формы протохлорофилловых пигментов этиолированных растений различаются и по своей способности превращения в хлорофилл; длинноволновая агрегированная форма П650 фотохимически более активна, однако, по данным Н. К. Акулович (Акулович и др., 1970), у ряда немутантных растений, выращенных в темноте, происходило нормальное зеленение на свету, несмотря на то что у них доминировала коротковолновая форма П635. Аналогичное явление наблюдалось также после освещения клеток эвглены (Brody, 1969).

Некоторые исследователи (Klein, Shiff, 1972; Акулович и др., 1973) изучили особенности субмикроскопической структуры развивающихся в темноте этиопластов у растений, различающихся по содержанию либо коротковолновой, либо длинноволновой форм протохлорофилловых пигментов. По данным Н. К. Акулович, К. И. Орловской и Т. А. Паршиковой (1973), электронно-микроскопические снимки обнаружили заметные различия этих растений по структурам проламеллярного тела этиопластов после освещения вспышками света. Так, у этиолированных растений, отличающихся преобладанием пигмента П650, проламеллярное тело имеет более плотную структуру и бóльшие размеры, чем у растений, у которых преобладает П635; у первых при освещении происходит также более медленное формирование структур проламеллярного тела (Акулович и др., 1973). Аналогичные наблюдения были сделаны ранее Вейером и Брауном (Weier, Brown, 1970).

Новейшие исследования, проведенные с помощью дифференциальной спектроскопии, не только подтвердили различия в фотохимической активности длинноволновой и коротковолновой форм протохлорофилловых пигментов, но и обнаружили различия в последовательности возникновения их спектральных форм на свету. Так, было показано, что П650 при освещении превращается в Хд684, а затем максимум поглощения смещается в коротковолновую сторону — Хд678. При доминировании коротковолнового пигмента П630—635 фотопревращение, по мнению Н. К. Акулович (Акулович и др., 1973), должно осуществляться по такой схеме:

$$\text{П630} \rightarrow \text{П650} \rightarrow \text{Хд678} \rightarrow \text{Хд670} \rightarrow \text{Хл670}.$$

При этом отмечается, что быстрое смещение максимума поглощения хлорофиллида в коротковолновую сторону (с 678 до 670 нм), по-видимому, коррелирует с более быстрым распадом проламеллярного тела этиопластов на постэтиолированной стадии.

Превращение протохлорофилловых пигментов в хлорофилл при зеленении детально изучалось в течение ряда лет. Работы последнего времени, проведенные более совершенными методами, дают возможность внести некоторые коррективы и уточнения в ранее полученные результаты. Так, О. Б. Беляевой и Ф. Ф. Литвину (1972), использовавшим импульсное освещение в сочетании с низкотемпературной спектрофотометрией, удалось показать, что образование хлорофилла из предшественника связано с прохождением двух фотохимических реакций. На первой стадии из протохлорофилла П655/650 образуется неустойчивый продукт Хд684/676; при осуществлении второй реакции этот продукт превращается в Хд690/680, который ранее считали первоначальной формой. В дальнейшем происходят темновые превращения, которые завершаются образованием хлорофилла *а* (Хл680/670).

При помощи абсорбционной и люминесцентной производной спектроскопии Литвин (1972) обнаружил в процессе зеленения этиолированных растений 10—12 нативных форм хлорофилла. По его мнению, они могут рассматриваться как самостоятельные центры электронного возбуждения, в которых происходят первичные фотопроцессы. Проведенные расчеты позволили определить долю участия отдельных форм хлорофилла в поглощении энергии и ее миграции по системе со стоком на центры ее захвата.

Вопрос о биосинтезе хлорофилла *b* долгое время оставался дискуссионным; лишь в последние годы благодаря использованию высокочувствительных методов исследования удалось показать, что вслед за биосинтезом небольших количеств хлорофилла *a* после кратковременного освещения этиолированных проростков очень быстро происходит ферментативное превращение части «молодых» молекул хлорофилла *a* в хлорофилл *b*. При этом было показано, что необходимая для этих превращений и для энергетического взаимодействия обоих пигментов пространственная близость их молекул обеспечивается при количестве пигментов, не превышающем содержание исходного количества протохлорофиллида (Шлык, 1970). Результаты исследования кинетики образования хлорофиллов *a* и *b* в начальной стадии зеленения при чередовании световых импульсов с затемнением привели к выводу, что уже в самом начале зеленения образуются хлорофилл *a* и хлорофилл *b*, находящиеся по крайней мере в двух состояниях, различающихся по своей метаболической активности (Рудой и др., 1972).

Большой интерес представляет цикл работ, проведенных в лаборатории А. А. Шлыка в последние годы; они посвящены вопросам пространственной организации центров биосинтеза пигментов в процессе формирования пластиды при зеленении (Шлык и др., 1971, 1973). Изучение спектров возбуждения флуоресценции протохлорофилловых и хлорофилловых пигментов, а также исследование переноса энергии возбуждения от хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в постэтиолированных листьях привели к ряду важных выводов. В частности, была убедительно доказана групповая локализация молекул пигментов как в этиолированных растениях, так и на самой ранней стадии зеленения; это дало основание считать, что и в темноте, и на свету образование пигментов различных спектральных форм осуществляется в особых центрах биосинтеза. Изучение динамики появления длинноволновых агрегированных форм хлорофилла на первых стадиях зеленения привело к предположению о том, что формирование пигментного набора первой фотохимической системы (ФС-1) происходит на самых ранних этапах развития фотосинтетического аппарата. В дальнейшем наряду с биосинтезом всего комплекса фоторецепторных компонентов пластиды, включая пигменты второй фотохимической системы (ФС-2), осуществляется фотоиндуцированный биосинтез всех компонентов развивающихся мембран и формирование тонкой структуры элементов ламелл (Калинина, 1974). Таким образом, особенности развития этиопластов в темноте связаны с соответствующим пространственным размещением мономерных и агрегированных форм протохлорофилловых пигментов, и это уже на самых ранних стадиях зеленения определяет характер формирования пигментного аппарата пластиды, развивающейся на свету.

Приведенные материалы показывают, что лишь использование новейшей техники исследования и выбор такого объекта, как зеленеющее растение, дали возможность более глубоко изучить процесс биосинтеза основного пигмента фотосинтетического аппарата — хлорофилла.

Биосинтез каротиноидов

Экспериментально доказано, что в этиолированных проростках ряда растений (кукурузы, пшеницы, подсолнечника и др.) синтезируются каротиноиды, играющие важную роль в развитии фотохимической активности пластиды при зеленении.

Ряд исследований показал, что на ранних этапах зеленения образование каротиноидов незначительно; только после окончания лаг-фазы биосинтеза хлорофилла интенсивность синтеза желтых пигментов возрастает (Ходжаев, 1963; Wolf, 1963; Попова, 1971). По данным Ходжаева, после зеленения этиолированных проростков кукурузы в течение 3 часов содержание каротина заметно увеличилось.

По данным Шнаренбергера (Schnarenberger, 1969), энзимы, участвующие в синтезе каротиноидов, образуются в цитоплазме. Вместе с тем он указывает, что образование каротиноидов зависит от формирования тилакоидов в процессе зеленения. Это утверждение оставляет неясным вопрос о возможности синтеза каротиноидов в этиопласте, структуры которого еще очень мало развиты.

Синтезированные в этиолированных растениях ксантофиллы уже на ранних этапах развития пластиды образуют сложные комплексы с фитохромопротеидами, что было обнаружено при исследовании ряда показателей фотохимической активности пластиды в начальные периоды зеленения (Butler, 1961; Эйдельман, Ходжаев, 1963; Попова, Сапожников, 1972). Полученные этими авторами данные опровергают вывод Сейджер (Sager, 1959) о том, что желтые пигменты образуют сложные комплексы с фитохромопротеидами лишь после того, как закончится формирование ультраструктур пластиды, т. е. после 5—6 часов зеленения.

Биосинтез белков

Само по себе произрастание растений в темноте, как это было показано С. С. Чаяновой и А. Л. Курсановым (1970), оказывает большое влияние на состав белков. В процессе зеленения биосинтез определенной группы белковых соединений, каталитически действующих и участвующих в некоторых фотохимических реакциях, зависит от интенсивности освещения (Мухин и др., 1970). Дюрантон (Duranton, 1969), изучавший синтез белков и их соединений в процессе зеленения проростков кукурузы, нашел, что многие из белков, необходимые для построения ультраструктур пластиды и для образования специфических ферментов, как бы заранее заготовлены в этиолированных проростках.

Биосинтез ферментов

С синтезом белков в этиолированных и зеленеющих проростках тесно связано образование широкого спектра ферментов. Многие специфические ферменты, в частности энзимы, катализирующие синтез каротиноидов, протохлорофилловых и ряда других пигментов, образуются в темноте. Для биосинтеза ферментов, участвующих в темновых и световых реакциях, протекающих в зеленеющей и в зеленой пластиде, необходимо активирующее действие света. Это, в частности, было выяснено при исследовании активности ферментов, участвующих в фотосинтетическом метаболизме углерода (Smillie, 1969). К аналогичному выводу привели и исследования действия затемнения на активность ферридоксина. Е. Н. Мухин, С. Е. Хрусталева и В. К. Гинс (1970) обнаружили заметное снижение активности фермента в этих условиях, что они связывают с нарушением синтеза определенной группы белков, образование которых зависит от света.

Роль света в синтезе специфических белков и ферментов была обнаружена также при изучении влияния его спектрального состава на ход фотосинтеза (Власов и др., 1971). Эти авторы, как и другие исследователи, указывают, что механизм регуляторного действия света на активность исследованных ферментов пока не ясен.

Фитохромы

Рассматривая вопросы, связанные с образованием пигментов при зеленении, необходимо иметь в виду большое значение системы фитохрома, действие которой весьма многообразно; в частности, как полагают, она оказывает опосредованное влияние на биосинтез зеленых и желтых пигментов пластиды.

По наблюдениям ряда исследователей (Virgin, 1960; Augustinussen, 1964; Rudolph, 1965), кратковременное воздействие красного света на этиолированные проростки способствует более быстрому накоплению хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов (Virgin, 1967; Schnarenberger, 1969). В результате такой обработки при последующем освещении белым светом была снята лаг-фаза биосинтеза зеленых пигментов.

А. А. Шлык и сотрудники (1966) обнаружили зависимость накопления протохлорофиллида в зеленых листьях при их затемнении от активности фитохромной системы; в то же время состояние системы фитохрома не оказывало непосредственного влияния на образование хлорофилла *b* из хлорофилла *a*. Эти наблюдения дали основание для предположения, что фитохромы оказывают воздействие на образование липопротеидного носителя протохлорофиллида, а также на синтез и активацию специфических ферментов, участвующих в биосинтезе носителя. По данным Л. И. Власенок и Ж. В. Яримович (1970), фитохромная система активирует гидролитическую деятельность хлорофиллазы, являющейся, по-видимому, одним из компонентов полиферментного комплекса хлорофиллсинтетазы, ответственного за образование хлорофилла в центрах биосинтеза пигментов в пластиде.

Приведенные краткие сведения о влиянии фитохромной системы на биосинтез пигментов показывают, что этот вопрос изучен еще недостаточно. Механизм стимулирующего действия системы фитохрома совершенно неясен, а проблема природы фитохромного эффекта в целом далеко еще не решена.

Формирование ультраструктуры пластиды

Новейшие исследования формирования ультратонкой структуры пластиды при зеленении с применением усовершенствованных методов привели к более полному познанию их строения и функций. Такие методы, как техника негативной окраски, оказались пригодными для детального исследования внешней структуры формирующейся ламеллярной системы; другие, в частности метод замораживания, обеспечили возможность более глубокого изучения внутреннего строения формирующихся при зеленении ламеллярных структур пластиды. Использование методов фракционирования частиц, измерения выхода флуоресценции, а также анализ способности к осуществлению определенных фотохимических реакций — все эти методы послужили основой для выяснения зависимостей, связывающих определенные уровни становления ультраструктур с их функциями.

Результаты исследований, проведенных в последние годы на зеленеющих растениях, и в частности материалы, полученные с помощью техники замораживания, дали возможность наметить последовательность процессов в формировании ультраструктуры и развитии способности к осуществлению некоторых фотохимических реакций.

По наблюдениям Эльстнера (Elstner и др., 1968), на ранних этапах зеленения образуются перфорированные ламеллы стромы, содержащие мельчайшие частицы порядка 60—120 Å. В состав этих структур уже включены компоненты ФС-1, о чем можно судить по их способности к осуществлению циклического фосфорилирования с участием фенозинметосульфата (ФМС). Аналогичные данные были получены Бредбиром с сотрудниками (Bradbeer, и др., 1969), которые также обнаружили весьма раннее формирование ФС-1. Эти наблюдения находят поддержку и в исследованиях Бордмана (Boardman, 1968), показавшего, что в этиолированных проростках уже синтезированы такие компоненты электроннотранспортной цепи ФС-1, как цитохромы f и b_6.

При более длительном зеленении, по наблюдениям Сена (Sane и др. 1970), Гиденхольма и Уотли (Gyidenholm, Whatley, 1968), через 6—8 часов обнаруживаются хорошо сформированные ламеллы гран, которые содержат крупные частицы (170 Å) и квантосомы на внутренней стороне мембран. На этом этапе усложнения ультраструктуры пластиды формируется ФС-2 и становится возможным осуществление связанных с этой фотосистемой реакций нециклического фосфорилирования и фотоокисления воды.

Новые интересные данные получены о роли хлорофилла *b* в формировании некоторых структур в процессе зеленения. На первых этапах зеленения в составе субструктур обнаружено высокое отношение Хл*a*/Хл*b* и соответственно высокая пропорция ламелл стромы к ламеллам гран (Highkin и др., 1969); авторы, однако, полагают, что недостаточность хлорофилла *b* (например, у мутанта гороха) не сказывается на соотношении ФС-2/ФС-1. Аналогичные результаты были получены в опытах с мутантами ячменя, лишенными хлорофилла *b*, у которых также обнаружено высокое соотношение ламеллы стромы/ламеллы гран (Boardman, 1968).

Большой интерес представляют исследования формирования фотосистемы 1. Так, работы Элстнера (Elstner и др., 1968), Сена (Sane и др., 1970), а также Гудчайлда и Парка (Goodchild, Park, 1971) достаточно убедительно показали, что в пластиде существуют два типа фотосистемы 1 (ФС-1_1 и ФС-1_2). Авторы высказали предположение, что ФС-1_1, локализованная в ламеллах стромы, формируется на раннем этапе развития пластиды и способна только к осуществлению циклического фотофосфорилирования. ФС-1_2, локализованная в гранах, формируется позднее; она, по-видимому, в какой-то степени участвует в нециклическом транспорте электронов. Одновременно с этой фотосистемой или непосредственно вслед за ней формируется ФС-2, локализованная только в гранах.

Детальные электронно-микроскопические и фотохимические исследования в процессе становления пластиды при зеленении (Boardman, Anderson, 1964; Boardman, 1968), привели к новым представлениям о последовательности формирования структур и развитии функций, связанных с деятельностью ФС-2. Так, было обнаружено, что сначала образуются структуры и системы, как бы не совсем «полноценные»; они способны участвовать в фоторедукции феррицианида, но эта реакция оказывается нечувствительной к действию такого специфического ингибитора, как диурон. Из этого можно заключить, что в системе еще отсутствуют компоненты, которые должны обеспечить перенос электронов от воды к феррицианиду; видимо, донором электронов служит другой восстановитель.

При более длительном зеленении после возникновения хорошо сформированных гран и обособления квантосом возникала «полноценная» система ФС-2, способная к осуществлению нормальной реакции Хилла, в которой донором электронов служит вода и которая чувствительна к действию диурона.

Представляет интерес тот факт, что вопрос о локализации и о функции квантосом, а также их роли в осуществлении фотохимических реакций ФС-2 в настоящее время является еще дискуссионным. Различия в выводах, к которым пришли исследователи, обусловлены в какой-то степени использованием разной техники при изучении ультраструктуры пластиды; так, применение метода замораживания дало возможность проследить, каким образом при зеленении одновременно с формированием гран происходит постепенное образование квантосом, локализованных на внутренней стороне мембраны ламелл. До недавнего времени Парк и Сен (Park, Sane, 1971) считали, что квантосомы являются морфологическим выражением фотосинтетической единицы и играют роль реакционного центра ФС-2. Однако в настоящее время и эти авторы указывают только на возможность участия квантосом в сопряжении совместной работы обеих фотосистем (ФС-2 и ФС-1), но считают, что сами по себе они не выполняют никакой функции. Возможно, что эти субструктуры выполняют также архитектурную роль (Park, Sane, 1971).

Исследования Мудрианакиса (Moudrianakis и др., 1968), использовавшего технику фракционирования частиц после обработки детергентами, привели к отрицанию участия квантосом в фотохимических реакциях ФС-2. Однако, как справедливо отмечают Парк и Сен, Мудрианакис и его сотрудники упустили из виду то, что квантосомы являются интегральгральной частью внутренней стороны мембран и потому они не могли быть вымыты раствором детергента. Поэтому выводы Мудрианакиса представляются им недостаточно убедительными.

Дальнейшее изучение формирования ультраструктур в процессе развития пластиды с помощью всего арсенала методов, которым располагает современная техника, а также параллельные исследования возникновения фотохимической активности помогут внести бóльшую ясность в затронутые вопросы о функциях квантосом.

Развитие фотохимической активности пластиды

Возникновение способности к осуществлению фотохимических реакций тесно связано с биосинтезом пигментов и формированием сложной ультраструктуры пластиды.

Исследованиями последних лет четко показано наличие тесных связей между постепенным формированием все усложняющихся при зеленении субструктур и развитием их функций. По данным Гиденхольма и Уэтли (1968), после 5 часов зеленения листьев фасоли образуются только ламеллы стромы и соответственно проявляется способность к осуществлению циклического фотофосфорилирования. После 10 часов зеленения с появлением единичных участков гран становится возможной реакция нециклического фосфорилирования с акцептором электронов — феррицианидом. В этот период, по данным Бордмана (1968), образуется важный компонент электронтраспортной цепи ФС-2 — цитохром b_{559} (напомним, что компоненты электронтранспортной цепи ФС-1 — цитохромы b_6 и f — синтезируются в этиолированных проростках и как бы заготовлены заранее).

Материалы, характеризующие развитие ультраструктур и фотореакций в процессе зеленения, приведены в работах ряда авторов. Так, по данным Фенг-Нью-Хенга (Phung-Nhu-Hung и др., 1970), в опытах с ячменем фоторедукция НАДФ$^+$ была зарегистрирована после 2 часов зеленения. К сожалению, в этой работе нет данных о чувствительности изученной реакции к диурону, а также сведений об идентификации восстановителя НАДФ$^+$.

Необходимо отметить, что в давних работах Блау-Янсена, Смита и др. (см. Эйдельман, Попова, 1966) указано, что выделение кислорода начинается уже после 90 минут зеленения проростков овса (Blaauv-Jansen и др., 1950), а по данным Смита (Smith, 1954) — даже после 30—50 минут зеленения, причем в опытах Смита начало выделения кислорода отставало от скорости биосинтеза хлорофилла. Сопоставление этих данных с результатами работы А. А. Красновского и Л. М. Кособуцкой (1953) привело нас к выводу, что отмеченное отставание начала выделения O_2 обусловлено отличием оптических и фотохимических свойств новообразовавшегося в начальной стадии зеленения хлорофилла от форм пигмента, образующегося в последующие этапы зеленения.

В новейших исследованиях было показано, что фотоиндуцированные изменения флуоресценции зеленеющих листьев, появление длинноволнового максимума флуоресценции и выделение кислорода достаточно четко проявляются после 2.5—3 часов освещения (Климов и др., 1972; Henningsen, Boardman, 1973). Развитие фотосинтетической активности в процессе зеленения проростков авторы связывают не с общим содержанием синтезированного к этому времени хлорофилла, а с образованием его длинноволновой, высокоагрегированной фотохимически активной формы. Раннее проявление фотохимической активности в процессе формирования пластиды при зеленении не связано с образованием сложных структур; по данным Ф. Ланга, Л. М. Воробьевой и А. А. Красновского (1969), начало фотохимической активности совпадает с началом образования первичных концентрических ламелл в развивающейся пластиде.

Представляет интерес, что ранее к аналогичным выводам пришли исследователи, изучавшие становление в процессе зеленения такой фотохимической реакции, как дезэпоксидация виолаксантина (Попова и др., 1965). По их наблюдениям, фотоиндуцированная реакция дезэпоксидации проявлялась после 2 часов зеленения, т. е. на том этапе формирования пластиды, когда происходило образование концентрических цепочек из первичных пузырьков. Результаты исследования этих реакций рассмотрены ниже.

Становление реакций виолаксантинового цикла

Исследование становления прямой и обратной реакций виолаксантинового цикла в процессе развития фотохимической активности пластиды проводилось с целью выяснения связи этих реакций с другими фотохимическими реакциями и решения вопроса о роли взаимопревращения ксантофиллов в кислородном звене фотосинтеза.

В работах З. М. Эйдельман с сотрудниками (Эйдельман, Ходжаев, 1963; Эйдельман, Попова, 1966) было показано, что на ранних этапах зеленения образовавшиеся в этиолированных проростках ксантофиллы еще не способны к взаимопревращениям. Лишь после 2 часов зеленения с образованием небольших количеств хлорофилла становится возможным фотоиндуцированное превращение виолаксантина в лютеиновую фракцию, содержащую зеаксантин. Однако начало проявления этой реакции отставало от накопления хлорофилла в зеленеющих проростках. Это отставание более четко обнаруживалось в опытах с прерывистым освещением. Результаты этих опытов привели авторов к предположению о вероятном значении спектральной формы хлорофилла и его фотохимической активности, возникающих на ранних этапах зеленения, для становления реакций виолаксантинового цикла (Эйдельман, Попова, 1966).

Это предположение получило косвенное экспериментальное подтверждение в одной из недавних работ (Климов и др., 1972), где показано, что начало выделения кислорода коррелирует с образованием длинноволновой агрегированной формы хлорофилла (после 2.5 часов зеленения). Примерно на том же этапе зеленения было зарегистрировано начало световой реакции виолаксантинового цикла. По аналогии можно предположить, что и для осуществления этой реакции на ранних этапах зеленения большое значение имеет стадия образования определенной спектральной фотохимически активной формы хлорофилла.

Изучение действия прерывистого освещения и пониженных температур показали, что на этапе образования безфитольного предшественника хлорофилла еще нет условий для формирования фотохимически активных фитохромопротеидных комплексов, включающих ксантофиллы; это является одной из причин, препятствующих осуществлению реакции дезэпоксидации (Попова и др., 1965).

В прежних работах было также выяснено, что световая реакция превращения ксантофиллов не зависит от уровня биосинтеза хлорофилла *b* при зеленении. Наличия следовых количеств хлорофилла *b* было достаточно, чтобы могла протекать реакция дезэпоксидации виолаксантина. Эти выводы получили подтверждение в работах Т. Г. Масловой и А. Майстера (Maslova, Meister, 1969), которые изучали возможность осуществления реакции дезэпоксидации in vivo в листьях мутантов ячменя, почти лишенных хлорофилла *b*.

Как уже было отмечено, изучение становления световой реакции превращения виолаксантина при зеленении в сопоставлении с результатами электронно-микроскопического исследования показало, что прохождение этой реакции возможно на ранней стадии дифференцикации ультраструктур развивающейся пластиды в период формирования ФС-1, когда она уже способна к осуществлению реакции циклического фотосинтетического фосфорилирования. Однако наши данные о раннем проявлении фотоиндуцируемой реакции виолаксантина, как и упомянутая выше работа В. В. Климова (Климов и др., 1972), позволяют считать, что вслед за достижением функционально активного состояния ФС-1 сравнительно быстро проявляется активность и ФС-2. Надо полагать, что на этой стадии зеленения возможно также начало осуществления нециклического фотофосфорилирования. Прежнее представление о том, что эта реакция может начаться только после значительно более длительного зеленения, возможно, связано с недостаточной чувствительностью применявшихся методов анализа.

Детальное изучение становления световой реакции дезэпоксидации виолаксантина позволило обнаружить различия в особенностях и, возможно, в механизме этой реакции на разных стадиях формирования пластиды (Попова, Сапожников, 1972). Эксперименты показали, что после 2 часов зеленения, когда становится возможным выделение кислорода, реакция дезэпоксидации подавляется низкими концентрациями диурона ($1 \cdot 10^{-7}$ М); после 6 часов зеленения такая же концентрация диурона подавляла эту реакцию лишь на 15—25%. Это привело авторов к предположению, что на ранних этапах развития пластиды виолаксантиновый цикл осуществляется лишь по типу фотоокисления. После 6 часов зеленения в условиях стационарного фотосинтеза благодаря высокой степени восстановленности внутриклеточной среды наряду с фотоокислением происходит и фоторедукция эпоксидной группы виолаксантина, вследствие чего диурон оказывает меньшее ингибирующее действие (Сапожников и др., 1969; Попова, Сапожников, 1972).

Предположение, что на ранней стадии зеленения виолаксантиновый цикл может стать основным звеном в реакциях выделения и дезактивации кислорода при фотосинтезе, получило подтверждение в опытах, проведенных в самое последнее время О. Ф. Поповой и Д. И. Сапожниковым. Им удалось показать, что на ранних этапах зеленения, когда уже регистрируется начало выделения кислорода, может осуществляться и первая быстропротекающая фаза темновой реакции виолаксантинового цикла, т. е. реакция эпоксидации зеаксантина. Иначе говоря, обнаружена возможность осуществления полного, но как бы ограниченного «малого» виолаксантинового цикла; при этом проходят быстрые преобразования части зеаксантина, образовавшегося при прохождении световой реакции цикла.

Приведенные материалы позволяют сделать вывод, что развитие фотохимической активности пластиды характеризуется и становлением виолаксантинового цикла. Начало взаимопревращения ксантофиллов коррелирует с началом осуществления других фотохимических реакций при зеленении. Это дает основание для включения виолаксантинового цикла в круг фотохимических реакций, возможность осуществления которых определяет готовность развивающейся пластиды к фотосинтезу (Эйдельман, Попова, 1974).

Заключение

Использование более совершенных методов спектроскопии — низкотемпературной спектрофотометрии, электронной микроскопии, применение импульсного освещения, метода меченых атомов и других — дало возможность глубже раскрыть цепь событий, происходящих в процессе биосинтеза зеленых пигментов, формирования структур и становления функций зеленой пластиды.

Исследованиями последних лет более детально выяснены формы протохлорофилловых пигментов, различающихся по своей фотохимической активности. Вместе с тем получены первые данные, иллюстрирующие различия ультратонкого строения этиопластов у растений, отличающихся по содержанию отдельных форм протохлорофилловых пигментов.

Новые результаты были получены также при изучении последовательных стадий биосинтеза различных форм хлорофилла при зеленении. При этом была обнаружена связь процесса образования хлорофилла с прохождением двух фотохимических стадий.

С помощью метода радиоизотопов был прослежен и выяснен путь образования хлорофилла *b*, а также установлено наличие центров биосинтеза зеленых пигментов и различий их метаболической активности, проявляющейся на самых ранних этапах зеленения.

Новые сведения были получены также при изучении последовательности процессов при формировании ультраструктур и развитии способности пластиды к осуществлению фотохимических реакций. Особый интерес представляют материалы о формировании двух типов фотосистемы: ФС-1_1 и ФС-1_2, а также результаты исследований, которые привели к новым представлениям о функциях квантосом при развитии структур пластиды.

В последних работах удалось показать, что выделение кислорода и фотоиндуцированные изменения флоуресценции начинаются (и проявляются) на ранних стадиях зеленения и что они связаны с образованием длинноволновой фотохимически активной формы хлорофилла.

Представляет интерес и то, что в новых работах, посвященных становлению реакций виолаксантинового цикла в процессе зеленения, была показана возможность осуществления их на ранних этапах формирования пластиды. Это послужило основанием для вывода, что возможность осуществления фотоиндуцируемых превращений ксантофиллов наряду со становлением других фотохимических реакций определяет готовность развивающейся пластиды к фотосинтезу.

Краткий обзор работ, выполненных в рассматриваемой области за последние годы, хотя и иллюстрирует наличие значительных достижений, вместе с тем показывает, что многое еще требует дальнейшего углубленного изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Акулович Н. К., Т. Н. Годнев, К. И. Орловская. (1970). Особенности спектральных изменений протохлорофилл (-ид-)-голохрома этиолированных листьев в процессе его формирования. ДАН СССР, 191, 6. — Акулович Н. К., К. И. Орловская, Т. А. Паршикова. (1973). Взаимосвязь состояния и функции форм протохлорофиллового пигмента этиолированных растений. В сб.: Формирование пигментного аппарата фотосинтеза. — Беляева О. Б., Ф. Ф. Литвин. (1972). Общая схема и кинетика биосинтеза хлорофилла из предшественника в этиолированных листьях растений. Тез. секцион. докл. Межд. биофиз. конгресса, секции I—IV. — Власенок Л. И., Ж. В. Яримович. (1970). Влияние фитохрома на гидролитическую активность хлорофиллазы. В сб.: Метаболизм и строение фотосинтетического аппарата. Минск. — Власова М. П., И. С. Дроздова, Н. П. Воскресенская. (1971). Изменение тонкой структуры хлоропластов у растений гороха, зеленеющих на синем и красном свету. Физиол. раст., 18, 1. — Годнев Т. Н., Н. К. Акулович, К. И. Орловская, В. И. Раскин. (1968). Превращение протохлорофиллголохрома в монохроматическом свете при начальном преобладании формы 634. ДАН СССР, 182, 3. — Голод М. Г. (1972). Особенности состояния, биосинтеза и фотохимической активности протохлорофилла. Автореф. канд. дисс. — Калинина Л. М. (1974). Групповая локализация молекул протохлорофиллида и хлорофиллов в центрах биосинтеза. Автореф. канд. дисс.— Климов В. В., Ф. Ланг, Н. В. Карапетян, А. А. Красновский. (1972). Индукция флуоресценции в процессе зеленения этиолированных листьев: нормальные и мутантные растения кукурузы. Физиол. раст., 19, 1. — Красновский А. А., Л. М. Кособуцкая. (1953). О фотонеустойчивой и фотостабильной формах хлорофилла. ДАН СССР, 91, 2. — Ланг Ф., Л. М. Воробьева, А. А. Красновский. (1969). Исследование зеленения этиолированных мутантов кукурузы. Биохимия, 34, 2. — Литвин Ф. Ф. (1972). Молекулярная организация пигмента в хлоропласте и ее роль в процессах запасания энергии. Тез. секцион. докл. Межд. биофиз. конгресса, секции I—IV. — (Любименко В. Н., Н. А. Монтеверде) Lubimenko V. N., N. A. Monteverde. (1911). Recherches sur la formation de la chlorophyll chez les plants. Изв. имп. АН, СПб. : 73—100. — Любименко В. Н., Н. А. Монтеверде. (1913). Исследования над образованием хлорофилла у растений. Изв. имп. АН, СПб., 33 — Мухин Е. Н., С. Е. Хрусталева, В. К. Гинс. (1970). Изменение свойств и количества ферридоксина у фотосинтезирующего организма под влиянием условий освещения. Физиол. раст., 17, 6. — Попова О. Ф. (1971). Превращение ксантофиллов в зеленеющих проростках кукурузы. Физиол. раст., 18, 4. — Попова О. Ф., Д. И. Сапожников. (1972). Действие диурона на реакции дезэпоксидации при зеленении проростков кукурузы. Физиол. раст., 19, 3. — Попова О. Ф., З. М. Эйдельман, Э. Я. Пайкина. (1965). О развитии фотохимической активности пластиды в зависимости от биосинтеза хлорофиллов А и В. В сб.: Фотосинтез и пигменты как фактор урожая. Киев. — Рудой А. Б., А. Ю. Везицкий, А. А. Шлык. (1972). Формирование гетерогенных фондов хлорофилла А и В в начале зеленения. Тез. секцион. докл. Междунар. биофизич. конгресса, секции I—IV. — Сапожников Д. И., А. В. Иванцова, Т. Г. Маслова, И. А. Попова, О. Я. Королева. (1969). К вопросу о существовании двух типов реакции фотохимической дезэпоксидации виолаксантина в листьях зеленых растений. ДАН СССР, 189, 5. — Ходжаев А. С. (1963). О характере биосинтеза пигментов пластид при зеленении листьев с различными физиологическими особенностями. Бот. ж., 47, 7. — Чаянова С. С., А. Л. Курсанов. (1970). Сравнительное изучение белковых комплексов этиопластов и формирующихся из них хлоропластов. Физиол. раст., 17, 3. — Шлык А. А. (1970). Метаболические превращения и состояние пигментного аппарата фотосинтеза. В сб.: Метаболизм и строение фотосинтетического аппарата. Минск. — Шлык А. А., Г. Е. Савченко, Е. М. Станишевская. (1966). Темновой биосинтез хлорофилла *b* в зеленом растении. ДАН СССР, 171, 6. — Шлык А. А., Л. И. Фрадкин, А. Б. Рудой, А. Е. Везницкий, Л. М. Калинина, Г. Е. Савченко, Н. Г. Аверина, А. Б. Малашевич, Н. И. Ахрамович. (1971). Центры формирования фотосинтетического аппарата. В сб.: Биофизика и биохимия фотосинтеза. Иркутск. — Шлык А. А., Л. И. Фрадкин, Л. М. Калинина. (1973). Исследование энергетического взаимодействия между пигментами в связи с взаимной локализацией их молекул., В сб.: Проблемы биофотохимии. М. — Эйдельман З. М., Попова О. Ф. (1966). О развитии фотохимической активности пластиды в процессе зеленения. Бот. ж., 51, 4. — Эйдельман З. М., Попова О. Ф. (1974). Становление виолаксантинового цикла при зеленении. В сб.: Хлорофилл. Минск. — Эйдельман З. М., А. С. Ходжаев. (1963). Динамика световой реакции взаимопревращения ксантофиллов в процессе зеленения. ДАН СССР, 150, 4. — Anderson J. M., N. K. Boardman. (1964). Studies on the greening of dark-grown bean plants. II. Development of photochemical activity. Austral. J. Biol. Sci., 17, 1 : 93—102. — Augustinussen E. (1964). On the formation of chlorophyll «a» and chlorophyll «b» in etiolated leaves. Physiol. plantarum, 17, 2 : 403—407. — Blaauw-Jansen J. G., G. Komen, I. B. Thomas. (1950). The relation between the formation of assimilatory pigments and the rate of photosynthesis in etiolated oat seedlings. Biochim. Biophys. Acta, 5 : 179—185. — Boardman N. K. (1968). Cytochromes of developing and mutant chloroplasts. In: Comparative biochim. biophys. of phytosynthesis. Univ. Tokyo Press : 206—213. — Boardman N. K., J. M. Anderson. (1964). Studies on the greening of dark-grown bean plants. I. Formation of chloroplasts from proplastids. Austral. J. Biol. Sci., 17, 1 : 8693. — Bradbeer J. W., A. O. Gydenholm, M. E. Wallis, F. R. Whatley. (1969). Studies on the biochemistry of chloroplasts development. In: Progress in photosynthesis research. I. Ed. by H. Metzner: 272—279. — Brody S. S. (1969). Fluorescence changes accompaning protochlorophyll conversion in *Euglena gracilis* during the first four hours of illumination. Photosynthetica, 3, 3 : 279—284. — Butler W. Z. (1961). Chloroplast development energy transfer and structure. Arch. Biochem. Biophis., 92 : 287—295. — Butler W. Z., W. R. Briggs. (1966). The relation between structure and pigments during the first stages proplastid greening. Biochim. Biophys. Acta, 1—2, 112 : 45—54. — Dujardin E., C. Sironval. (1970). The reduction of protochlorophyllide-lipoprotein complex found in darkness. Photosynthetica, 4, 2 : 129—138. — Duranton J. (1969). Greening and protein synthesis of plastids. Abstracts of the papers presented at the XI Internat. Bot. Congress, Washington : 50. — Elstner E., E. Pistorius, P. Böger, A. Trebst. (1968). Zur Rolle von Plastocyanin und Cytochrom f in photosynthetischen Elektronentransport. Planta, 79 : 146—161. — Fradkin L. J., A. A. Shlyk, L. M. Kalinina, D. A. Faludi. (1969). Fluorescence studies on the reaction centres of chlorophyll biosynthesis at the early stages of greening. Photosynthetica, 3, 4 : 326—337. — Goodchild D. J., R. B. Park. (1971). Further evidence for stroma lamellae as a source of photosystem 1 fractions from spinach chloroplasts. Biochim. Biophys. Acta, 3—4, 226 : 393—408. — Gyldenholm A. O., F. R. Whatley. (1968). The onset of photophosphorylation in chloroplasts isolated from developing bean leaves. New Phytologist, 67 : 461—468. — Henningsen K. W., N. K. Boardman. (1973). Development of photochemical activity and the appearance of the high potential form of cytochrome b-559 in greening barley seedlings. Plant Physiol., 51 : 1117—1199. — Highkin H. R., N. K. Boardman, D. J. Goodchild. (1969). Photosynthetic studies on a pea-mutant deficient in chlorophyll. Plant Physiol., 44 : 1310—1320. — Klein S., I. A. Shiff. (1972). The correlated appearance of prolamellar bodies, protochlorophyll (ide) species and the shibata shift during development of bean etioplasts in the dark. Plant Physiol., 49, 4 : 619—626. — Maslova T. G., A. Meister. (1969). Einfluss einiger Faktoren auf die lichtinduzierten Absorbtionsänderungen des Blattes in blauen Spektralbereich. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 60 : 114—122. — Moudrianakis E. N., S. H. Howell, A. E. Karu. (1968). Characterisation of the quantasome and its role in photosynthesis. In: Comparative biochim. and biophys. of photosynthesis. Univ. Tokyo Press : 67—81. — Park R. B., P. V. Sane. (1971). Distribution of function and structure in chloroplast lamellae. Ann. Rev. Plant Physiol., 22 : 395—425. — Phung-Nhu-Hung S., A. Hoarau, A. Moyse. (1970). Etude de l'evolution en chloroplastes des plastides etioles d'oral. II. Photophosphorylation et photoreduction du NaDP formation de ferredoxine en eclairement continu et par l'action. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 62 : 245—258. — Rudolph E. (1965). Untersuchungen über den Einflüss der Photoreactionssysteme auf die Chlorophyllsynthese. Planta, 66, 1 : 75—94. — Sager R. (1959). The architecture of the chloroplast in relation to its photosynthetic activities. In: Brookhaven symposia in Biol., 11, «The protochemical apparatus, its structure and function». — Sane P. V., D. Y. Goodchild, R. B. Park. (1970). Characterization of chloroplast photosystems 1 and 2, separated by a nondetergent method. Biochim. Biophys. Acta, 1—2, 216 : 162—178. — Schnarenberger C. (1969). Regulation of caratenoid synthesis in mustard seedlings (*Sinapis alba* L.). Abstracts of the papers presented at the XI Internat. Bot. Congress. Seattle, Washington : 192. — Shibata K. I. (1957). Spectroscopic studies on chlorophyll formation in intact leaves. J. Biochem. Yapan. 44, 3 : 147—173. — Sironval C., M. R. Michel-Wolwertz, A. Madsen. (1965). Photoxidation processes in plants. Biochim. Biophys. Acta, 294 : 344—354. — Smillie R. M. (1969). Synthesis of plastid and mitochondrial proteins. Abstracts of the papers presented at the XI Internat. Bot. Congress. Seattle, Washington : 203. — Smith I. H. (1954). The development of chlorophyll and oxygen evolving power in etiolated barley leaves when illuminated. Plant Physiol., 29, 1—2 : 143—148. — Thorne S. W. (1971). The greening of etiolated bean leaves. I. The initial photoconversion process. Biochim. Biophys. Acta, 1, 22 : 113—134. — Virgin H. I. (1960). Pigment transformation in leaves of wheat after illumination. Physiol. plantarum, 13, 1 : 155—164. — Virgin H. I. (1967). Caratenoid synthesis in leaves of etiolated wheat seedlings after varying light and dark treatments. Physiol. plantarum, 20, 2 : 314—320. — Weier E. T., D. Z. Brown. (1970). Formation of prolamellar body in light day dark-grown seedlings. Amer. J. Bot., 57 : 267—275. — Wolf F. T. (1963). Effects of ligth and darkness on biosynthesis of caratenoid pigments in wheat seddlings Plant Physiol., 38, 6 : 649—652.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 10 VII 1974.

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 58.0001.2 (49)

В. А. Николаев

ПОЕЗДКА НА ОСТРОВ КИНГ-ДЖОРДЖ (АНТАРКТИКА)

V. A. NIKOLAEV. JOURNEY TO THE KING GEORGE ISLAND (ANTARCTICS)

Осенью 1972 года по приглашению Арктического и Антарктического научно-исследовательского института в соответствии с планом Советской антарктической экспедиции мною была осуществлена поездка на советскую антарктическую станцию Беллинсгаузен. Станция расположена на п-ове Файлдс о. Кинг-Джордж в группе Южных Шетландских островов. Научно-исследовательское судно «Профессор Зубов» с участниками сезонного и зимовочного состава 18-й Советской антарктической экспедиции покинуло Ленинград 6 ноября 1972 г. и после трехдневной стоянки в г. Монтевидео (Уругвай) 10 декабря прибыло на рейд станции Беллинсгаузен.

Программа ботанических исследований в районе станции Беллинсгаузен в летний сезон 1972/73 г. (с декабря по март) предусматривала сбор ботанических коллекций, флористическое обследование района, выяснение закономерностей распределения растительности и экологических особенностей растений.

Южные Шетландские острова были открыты английским мореплавателем У. Смитом в 1819 г. Детальное описание островов и их картирование осуществлено русскими исследователями Ф. Ф. Беллинсгаузеном и М. П. Лазаревым в 1821 г. Район Южных Шетландских островов неоднократно посещался различными южнополярными экспедициями, среди которых наиболее известны экспедиции Э. Брансфильда и Н. Пальмера в 1820—1821 гг., Дж. Уэддела в 1823 г., Дж. Биско в 1831 г., О. Норденшельда в 1901 г., Ж. Шарко в 1903—1905 гг. и др. В отчетах этих экспедиций описывается растительный и животный мир островов и приводятся списки лишайников и мхов.

Начиная с 40-х годов XX в. на различных островах Южного Шетландского архипелага были организованы первые научные станции, принадлежащие английской антарктической службе. В период работы по программе Международного геофизического года (МГГ) в 1957—1958 гг. и Международного геофизического сотрудничества (МГС) в 1959—1963 гг. на Южных Шетландских островах работали научные станции Англии, Аргентины и Чили, а также неоднократно выполнялись различные сезонные исследования. Результаты работы по разделам программы МГГ и МГС опубликованы в многочисленных статьях. Большой интерес представляют работы по геологии и палеонтологии Южных Шетландских островов и исследования чилийских ученых по почвенной фауне (Orlando, 1964; Barton, 1965; Covarrubias, 1965).

После организации в 1968 г. станции Беллинсгаузен на о. Кинг-Джордж была выполнена серия географических исследований и собраны коллекции наземных растений, преимущественно мхов и лишайников (Заморуев, 1968, 1972; Орлов, 1973; Симонов, 1973; Говоруха, Симонов, 1973).

В настоящее время район Южных Шетландских островов является одним из наиболее изученных в Антарктике в отношении физической географии, геоморфологии, геологии и биогеографии. Однако почти полностью отсутствуют данные по систематике и флоре морских и пресноводных микроскопических водорослей, недостаточно изучены систематический состав мхов и лишайников и характер распределения растительности на свободных от льда участках суши.

Физико-географическая характеристика района

Южные Шетландские острова расположены у северной оконечности Антарктического полуострова, от которого они отделены неширокиим, до 150 км, проливом Брансфильд (рис. 1). Острова вытянуты в северо-восточном направлении и разделены узкими проливами. Южные Шетландские острова являются надводной частью Южно-Антильского подводного хребта, связывающего Южную Америку с Антарктическим полуостровом.

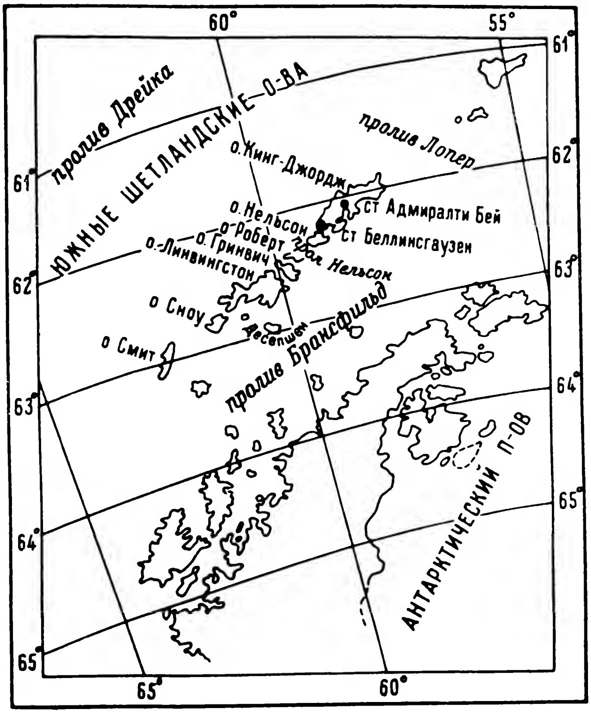


Рис. 1. Южные Шетландские острова. Станция Беллинсгаузен на полуострове Файлдс (юго-западная оконечность острова Кинг-Джордж).

Остров Кинг-Джордж — один из крупнейших в группе Южных Шетландских островов. Его длина 70 км, ширина до 20 км. Большая часть острова занята покровным ледником.

П-ов Файлдс занимает юго-западную оконечность о. Кинг-Джордж и вытянут в том же направлении (рис. 2). Северо-восточная граница полуострова, длиной около четырех километров, почти совпадает с юго-западной границей ледникового купола. С юго-востока п-ов Файлдс омывается водами залива Гуардия-Насьональ, а с северо-запада — водами пролива Дрейка. На юго-западе полуостров отделен от соседнего острова Нельсон узким, менее километра, проливом Файлдс. П-ов Файлдс занимает территорию около 30 км^2 (10 км длиной и 2.5—4 км шириной). Территория почти полностью свободна от льда и может быть охарактеризована как «антарктический оазис». Однако по природным условиям он не соответствует предложенной Ю. М. Моделем (1966) трактовке понятия «антарктический оазис» в первую очередь своим географическим положением в субантарктической зоне. Поэтому В. В. Заморуев (1972) предлагает рассматривать территорию п-ова Файлдс как «субантарктический оазис».

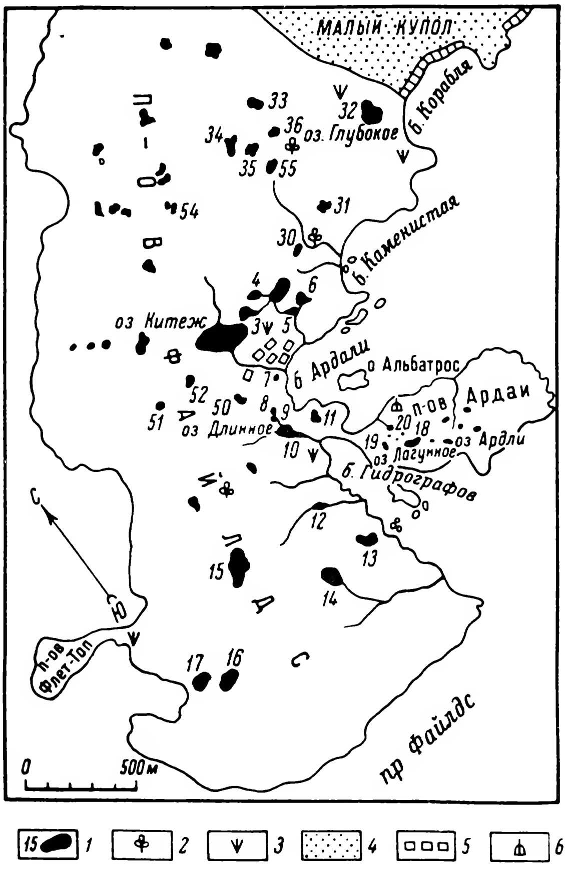


Рис. 2. Карта полуострова Файлдс острова Кинг-Джордж.

1 — озера, 2 — местонахождения ископаемой флоры, 3 — местонахождения злака *Deschampsia antarctica* Desv., 4 — ледник, 5 — станция Беллинсгаузен, 6 — станция Бельве.

Геологическое строение Южных Шетландских островов и острова Кинг-Джордж достаточно сложное. Одни исследователи выделяют на п-ове Файлдс две различные по возрасту толщи вулканогенных пород. Это андезитовые лавы верхнеюрского возраста и более молодые вулканогенные породы верхнемелового-миоценового возраста (Hawkes, 1961; Adie, 1964; Barton, 1965). Другие авторы считают, что все отложения на п-ове Файлдс принадлежат одному разрезу и образованы вулканогенными и приуроченными к ним осадочными породами не древнее палеогенового возраста (Грикуров, Поляков, 1968а, б). Формирование вулканических толщ происходило, по-видимому, за счет извержений как центрального, так и трещинного типа.

Вскрытая обнажениями осадочно-вулканическая толща п-ова Файлдс имеет мощность порядка 150—250 м и состоит из алевро-аргелитов, андезитов и грубообломочных туфов. Современные отложения покрывают почти всю обнаженную от льда поверхность различным по мощности и площади щитом.

Определения абсолютного возраста трех образцов пород из обнажений п-ова Файлдс калий-аргоновым методом свидетельствуют, что отложения имеют возраст от 45 до 85 миллионов лет (Грикуров, Крылов и др., 1970). Ископаемая флора, найденная на п-ове Файлдс приурочена к грубообломочным туфам нижней части стратиграфического разреза. Возраст флоры определяется предположительно как нижнемиоценовый (Orlando, 1964).

В современном рельефе полуострова выделяется несколько характерных элементов, тесно связанных с геологической историей и климатическими факторами (Заморуев, 1968, 1972). Значительную часть п-ова Файлдс занимает мелкосопочник с относительными высотами до 30 м. Вершины холмов сложены коренными породами, обломками и продуктами их выветривания. Мелкосопочный рельеф формировался в результате ледниковой экзарации и последующего денудационного моделирования. Среди мелкосопочника особенно четко выделяются крупные останцы — некки с отвесными склонами и плоскими или округлыми вершинами. Самым крупным из таких останцов является п-ов Флет-Топ с абсолютной высотой около 180 м. Экзарационно-денудационный рельеф в виде крупных массивов, рассеченных долинами по зонам разломов, занимает почти всю юго-западную часть п-ова Файлдс и в меньшей степени северную часть.

Древняя абразионная терраса широко представлена на территории полуострова и особенно в его северо-западной части, где широкой полосой простирается от края ледникового купола до п-ова Флет-Топ. Терраса имеет вид полого спускающейся к морю равнины, прорезанной прямыми субширотными ложбинами, по-видимому, тектонического происхождения. Абразионная терраса хорошо отграничена древним абразионным уступом от экзарационно-денудационных участков рельефа. Морские отложения на поверхности террасы не сохранились. В. В. Заморуев (1972) объясняет это целым рядом факторов, среди которых главными являются деятельность ледника в период максимальной фазы оледенения, и денудационными процессами.

Аккумулятивные формы рельефа представлены морскими террасами и распространены преимущественно вдоль юго-восточного берега п-ова Файлдс. Береговые валы, слагающие террасы, повторяют изгибы береговой линии, имеют правильную форму и состоят из галечника и грубо зернистых песков.

Географическое положение п-ова Файлдс в субантарктической перигляциальной зоне с влажным и прохладным океаническим климатом обусловливает характер современных рельефообразующих процессов. Основными факторами, определяющими формирование рельефа, являются ледниковая экзарация и деятельность моря. Сглаживание рельефа осуществляется за счет процессов выветривания и солифлюкции.

Физическое выветривание, главным образом морозное, протекает на п-ове Файлдс интенсивно. Этому способствует малая прочность коренных пород при их большой пористости и трещиноватости, прохладный морской климат с температурой воздуха в летний период, близкой к нулю, и частые ее переходы через нуль. Продуктами выветривания являются мелко- и среднеглыбовые осыпи, дресва и мелкозем. Вершины холмов покрыты щебенистыми россыпями или, если образованы твердыми породами, являются останцами. Пологие склоны заняты солифлюкционными шлейфами, образованными супесями и песчаными суглинками со щебнем.

Снежники широко распространены на полуострове на подветренных склонах, обращенных на юг и юго-восток. Большое число многолетних снежников находится в озерных котловинах.

Зона вечной мерзлоты на полуострове распространена повсеместно. Глубина оттаивания зависит от экспозиции склона и гранулометрического состава пород. На аккумулятивных морских террасах глубина летнего оттаивания достигает 1.5 м, а под мохово-лишайниковой дерниной и в насыщенных водой солифлюкционных шлейфах — до 20 см. На относительно ровных участках поверхности наблюдается образование каменных колец или многогранников около метра в диаметре. Бордюр колец около 20 см высотой сложен щебнем, а внутренняя часть мелкоземом. Кольца и многогранники или лишены растительности, или заселены по бордюру кустистыми лишайниками рода *Neuropogon*. Внутренняя часть колец занята мхами и наземными водорослями.

Водная эрозия, из-за слаборазвитой гидрографической сети, заметного влияния на формирование рельефа не оказывает. Только в бухте Каменистой ложе ручья прорезало эрозионную долину на глубину до 5 м.

Абразионная деятельность моря имеет неодинаковый характер у различных берегов п-ва Файлдс. На западном берегу разработка современной абразионной платформы и абразионного уступа идет особенно быстро из-за постоянного волнения и отсутствия припайного льда. Абразия образует здесь неглубоко вдающиеся в берег бухты с узкими галечными пляжами, разграниченными мысами. Мысы остро очерчены, часто с нависающими обрывами и многочисленными рифами и скалами у основания. На восточном берегу абразия образует более крупные бухты. Абразионная деятельность моря на южном берегу выражена слабо и происходит за счет сильного приливно-отливного течения в проливе Файлдс.

Аккумуляция прибрежных морских наносов происходит в основном у восточного берега. Здесь, помимо отложений в бухтах, наблюдается образование перешейков между п-овом Ардли и п-овом Файлдс и между последним и о. Альбатрос.

Развитие рельефа на п-ове Файлдс происходило следующим образом (Заморуев, 1972). В верхнемеловое время уровень моря был близок к современному, а суша была покрыта лиственными лесами горного типа, близкими к современным южноамериканским горным лесам (Orlando, 1964). В конце плиоцена—начале плейстоцена произошло поднятие уровня моря на 40—50 м по сравнению с современным, о чем свидетельствует высота древней абразионной террасы. В начале четвертичного периода наступали регрессия моря и оледенение. Ледник покрывал весь полуостров и, вероятно, прибрежную зону моря. Сокращение ледникового щита произошло, видимо, недавно, одновременно с общим отступлением ледника по всей антарктической области. Дальнейшая регрессия моря, свидетелем которой являются береговые террасы, связана с тектоникой и общим поднятием Южных Шетландских островов, которое, видимо, продолжается и в настоящее время.

Район Южных Шетландских островов характеризуется холодным океаническим сырым климатом с постоянными сменами погоды (Виноградов, Шамонтьев, 1972). Климат определяется активным и постоянным взаимодействием между холодными воздушными массами Антарктиды и теплым воздухом океанических субтропиков. Эти взаимодействия обусловливают большую активность атмосферных процессов района, частоту и интенсивность штормов, постоянную облачность, дождливую и ветреную погоду.

Метеорологический режим о. Кинг-Джордж отражает общие закономерности климата района и характеризуется следующими показателями.

За период наблюдения с 1948 по 1959 г. на английской станции Адмиралти-Бей среднегодовая температура составила —2.9°, причем в летний период с декабря по март отмечаются положительные среднемесячные температуры воздуха от 0.2 до 1.3°. Среднегодовая температура воздуха на станции Беллинсгаузен составляет —2.6°. Самым теплым месяцем является январь, а самым холодным — июнь. Абсолютный максимум температуры воздуха за период с 1944 г. был зарегистрирован в январе и составил 11.1°, абсолютный минимум отмечен в августе —32.2°. Положительные температуры воздуха в летние месяцы вызываются активным вторжением воздушных масс из субтропиков (Виноградов, Шамонтьев, 1972; Симонов, 1973).

Одной из особенностей температурного режима станции Беллинсгаузен является его неустойчивость, с частыми переходами температуры воздуха через нуль во все времена года. Так, с марта по февраль 1968—1969 гг. на станции зарегистрировано 368 случаев перехода температуры через нуль и 432 случая заморозков на почве (Заморуев, 1972).

Средняя скорость ветра на станции Беллинсгаузен составляет 6.1 м/сек., максимальная — 26 м/сек. Ветры северо-западной и северо-восточной четверти являются преобладающими. Штилевая погода составляет 30% от общего числа наблюдений. Заметное влияние на скорость ветра оказывает орография местности. Вследствие расположения станции в долине, простирающейся с северо-запада на юго-восток, здесь особенно сильны ветры этих направлений (Виноградов, Шамонтьев, 1972).

Одной из особенностей погоды на станции Беллинсгаузен является постоянная облачность. Количество пасмурных дней в году и дней с меняющейся облачностью очень велико. Ясных дней в течение года почти не бывает. Облачность имеет ярусный характер, верхний ярус обычно образован перистыми облаками, средний — высококучевыми и высокослоистыми. Нижний ярус сложен слоисто-кучевыми и слоистыми облаками. Нередки и слоисто-дождевые облака. Постоянная облачность обусловливает интенсивное выпадение осадков, годовая сумма которых составляет около 800 мм (Симонов, 1973).

Из других атмосферных явлений часто наблюдаются туманы, дымка, иней, метели, поземка, гололед, т. е. явления, сопутствующие неустойчивой сырой погоде с резкими колебаниями температуры воздуха.

Растительный мир

Растительный мир п-ова Файлдс значительно богаче и разнообразнее, чем в континентальной Антарктиде. Из цветковых растений здесь встречается *Deschampsia antarctica* Desv. Значительно богаче видовой состав мхов и лишайников. Альгофлора прибрежных районов моря и континентальных водоемов отличается своеобразием и богатством.

Общий характер растительности на полуострове определяется физико-географическими и климатическими условиями. В целом для п-ова Файлдс характерны отсутствие сплошного растительного покрова, сильная мозаичность и комплексность сообществ и преобладание низших растений и мхов. На распределение растительного покрова на полуострове влияют степень увлажненности субстрата, экспозиция склонов, микроклиматические условия, зоогенные, а с начала организации станции и антропогенные факторы.

Единственное цветковое растение на п-ове Файлдс, *D. antarctica*, встречается в виде отдельных кустиков диаметром около 10 см в пяти пунктах полуострова (рис. 3). Щучка растет на пологих склонах, обращенных к северу и северо-западу и покрытых слабо гумусированными супесями. По нашим наблюдениям, летом 1972/73 г. наземные части злака в большинстве пунктов находились в угнетенном состоянии, имели желто-зеленую окраску листьев и к концу лета соцветия не образовались. В единственном пункте на северо-западном берегу п-ова Флет-Топ окраска кустиков была ярко-зеленой и к концу лета появились соцветия. По-видимому, в условиях п-ова Файлдс *D. antarctica* плодоносит не каждый год. Это подтверждается тем, что в некоторых пунктах были найдены прошлогодние отмершие соцветия. Большое влияние на вегетацию и распространение злака оказывает солифлюкционный ток. На северо-восточном берегу оз. Китеж, на суглинках кустики злака токами солифлюкции разрываются и в виде фрагментов сносятся к подножью холма.

D. antarctica не играет эдификаторной роли в растительных сообществах п-ова Файлдс, однако ее присутствие представляет несомненный интерес для выяснения путей заселения Антарктиды цветковыми растениями.

Флора лишайников и мхов п-ова Файлдс в силу относительно мягких климатических условий и в первую очередь из-за большой влажности воздуха богаче и разнообразнее, чем флора материковой части Антарктиды. Ковры листостебельных мхов из родов *Andreaea*, *Bryum* и *Dicranum* часто занимают сотни квадратных метров в пониженных участках рельефа. Наиболее плотные скопления мхов наблюдаются на аккумулятивных каменисто-галечных пляжах вдоль восточных берегов полуострова, в понижениях между древними береговыми террасами п-ова Ардли и бухты Каменистой, по долинам многочисленных озер и ручьев в непосредственной близости от уреза воды. Здесь мхи обычно образуют монодоминантные сообщества и играют важную роль в процессе накопления органического вещества. Темная бархатистая поверхность мохового покрова поглощает более эффективно скудную солнечную радиацию и тем самым ускоряет таяние снежного покрова над ним, удлиняя вегетационный период короткого антарктического лета. В пасмурный день при температуре воздуха около 1° снежный покров имеет температуру 0°, а температура поверхности мохового покрова под слоем тающего снега составляет 5—8°. Таяние снежного покрова снизу, со стороны моховой дернины, происходит быстро, и в результате образуется снежно-ледяной купол, под которым происходит вегетация мхов, несмотря на то что снежный покров еще не сошел.

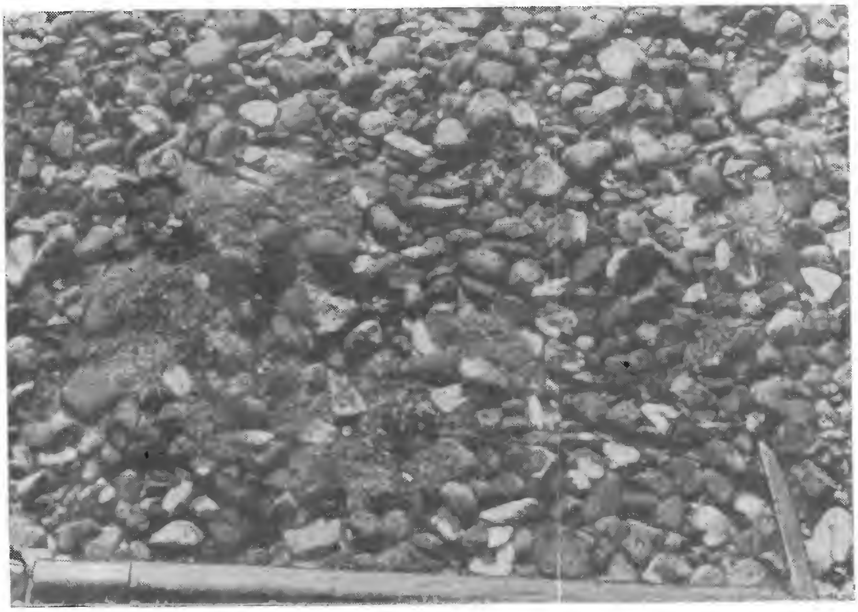


Рис. 3. Кустики злака *Deschampsia antarctica* Desv.

Напочвенные и скальные мхи играют существенную роль в формировании растительного покрова полуострова. Они почти повсеместно распространены на гравийно-каменистых субстратах пологих склонов холмов за исключением северо-восточной части полуострова и аккумулятивных террас.

Лишайники по таксономическому составу наиболее разнообразны и играют эдификаторную роль в растительном покрове п-ова Файлдс. Здесь широко распространены разнообразные кустистые, листоватые и накипные лишайники родов *Neuropogon*, *Himantormia*, *Cladonia*, *Stereocaulon*, *Ramalina*, *Psoroma*, *Ochrolechia*, *Buellia* и др. Обычно совместно с мхами, реже с наземными водорослями или без них, лишайники покрывают обширные пространства полуострова. Начиная от супралиторали вдоль берегов полуострова и до скал ледника повсюду можно встретить представителей этой группы низших растений. Исключение составляют участки солифлюкционных шлейфов вблизи снежников и переувлажненные участки по берегам озер и ручьев.

Устойчивость лишайников к колебаниям температуры и влажности позволяет этим растениям быстро заселять новые территории. Первоначально на молодых обломках горных пород или освободившихся от ледникового покрова скалах поселяются накипные лишайники. В дальнейшем к ним присоединяются кустистые лишайники родов *Neuropogon* и *Himantormia*. На аккумулятивной косе, связывающей п-ов Ардли с п-овом Файлдс, где постоянно идет процесс накопления гальки, динамика зарастания береговой террасы выражена особенно наглядно. Здесь, выше супралиторали, накипной лишайник рода *Caloplaca* образует ярко-оранжевый пояс. В глубь полуострова высота террасы увеличивается, и среди накипных лишайников появляются мелкие кустики *Neuropogon antarcticus* (DR.) Lamb, *N. fasciata* Torrey, *Himantormia lugubris* (Hue)

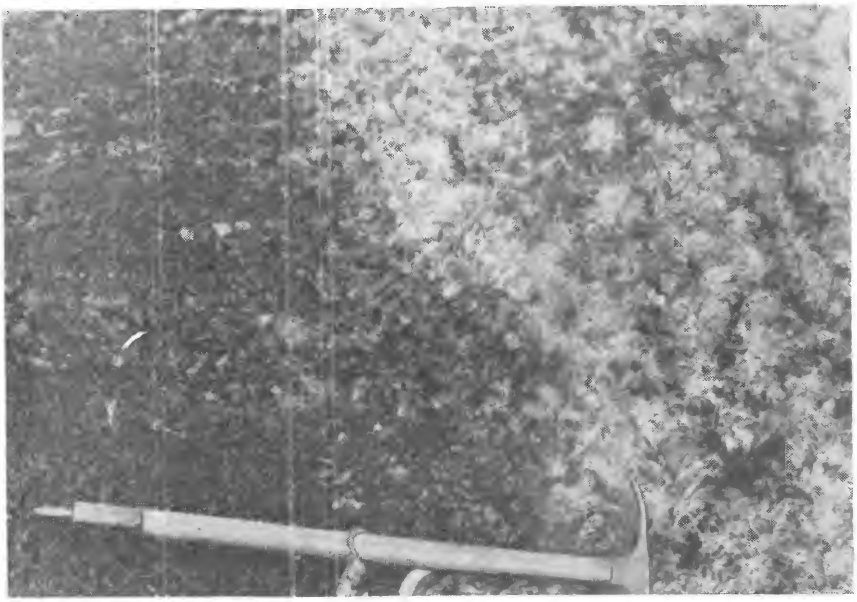


Рис. 4. Лишайниковая растительность гребня холма.

Lamb и другие, наряду с отдельными подушками мхов. Выше, на более древних участках террасы, *Neuropogon antarcticus* и *N. fasciata* уже являются доминантами, но еще не образуют сомкнутого покрова. В верхней части террасы и по склонам холмов наблюдается разнообразная кустисто-лишайниково-моховая растительность почти со 100% покрытием субстрата. При этом верхний микроярус занимают *N. antarcticus* и *N. fasciata*, под пологом которого вегетируют *Sphaerophorus globosus* Vain., *Alectoria pubescens* (L.) Howl., *Himantormia lugubris* (Hue) Lamb, *Cladonia coccifera* (L.) Zopl. и подушки разнообразных мхов.

Лишайники рода *Neuropogon* — самые распространенные на п-ове Файлдс и именно они придают серо-зеленую окраску растительному покрову, которая хорошо видна на значительном расстоянии.

У *N. fasciata* слоевище зеленовато-желтоватое с черными, до 1.5 см в диаметре апотециями на концах ветвей. Слоевища обычно сухие, жесткие, но при увлажнении становятся мягкими, что предохраняет их от механических повреждений при частых снегопадах и гололеде в летний период. Крупные, до 15 см в диаметре кустики *N. fasciata* встречаются на склонах северных экспозиций, в то время как на склонах южных экспозиций и ровных участках рельефа кустики этого вида редко достигают 10 см в диаметре. На некоторых вершинах холмов по водоразделу проходит резкая граница между сообществом *N. fasciata*, занимающим северный склон, и сообществом *N. antarcticus*, который растет на южном склоне (рис. 4). Плотность покрова *N. fasciata* вниз по северному склону остается постоянной или часто увеличивается, достигая 100% покрытия, в то время как вниз по южному склону сплошной покров *N. antarcticus* на расстоянии 3—4 м от гребня исчезает, и только отдельные кустики этого вида остаются на возвышенных участках микрорельефа.

Важную роль в формировании лишайниковой растительности играет продолжительность бесснежного периода. У подножья подветренных склонов холмов пятна снежников стаивают на короткое время и контуры этих снежников четко очерчиваются зарослями видов *Neuropogon*. На вершинах холмов и склонах северной четверти уже в декабре сплошной снежный покров разрушается и появляются большие проталины. Снежный покров летом, образующийся благодаря частым циклонам, обычно держится непродолжительное время и быстрее стаивает на этих участках рельефа. Таким образом, вегетационный период здесь продолжительнее, чем в пониженных участках. Как следствие этого растительный покров вершин холмов и склонов северной четверти самый богатый по таксономическомусо составу и плотности покрытия.

Менее суровые климатические условия п-ова Файлдс обусловливают некоторые морфологические особенности у видов *Neuropogon* по сравнению с видами этого рода, произрастающими на континенте. Здесь наблюдается увеличение размеров слоевищ и апотециев по сравнению с экземплярами из района станций Мирный и Русская. М. М. Голлербах (Голлербах, Сыроечковский, 1960) указывает, что на о. Хасуэлл, самом «теплом» районе станции Мирный, виды *Neuropogon* поселяются в защищенных участках микрорельефа или на склонах северной экспозиции и не образуют сплошного покрова на значительной площади, как это наблюдается на п-ове Файлдс. На п-ове Файлдс в благоприятных микроклиматических условиях показателем возможного развития растительной жизни, видимо, является злак *Deschampsia antarctica*. Примером такого микрорайона является северо-западный склон холма у мыса Флет-Топ, где дерновины злака занимают площадь до 1.5 м^2 и растут сомкнуто.

Существенное влияние на формирование и развитие растительного покрова оказывают колонии пингвинов. На п-ове Ардли растительность участка, занятая колонией пингвинов, резко отличается от остальной территории. На относительно ровных участках рельефа, на богатых органикой грунтах преобладает водоросль *Prasiola*, которая зеленой коркой покрывает площадь в сотни квадратных метров. Отвесные скалы и камни, недоступные пингвинам, покрыты плотным ковром с преобладанием *Ramalina terebrata* Hooker et Tayl. и *Polycaulina regalis* (Vain.) Hue. Места гнездования пингвинов совершенно лишены растительности и покрыты толстым слоем помета.

Организация в 1968 г. станции Беллинсгаузен и последующие строительные работы на ее территории наносят существенный ущерб растительному покрову. В настоящее время растительный покров между домами полностью отсутствует. Особенно большой вред растениям наносит транспорт, гусеницы которого полностью разрушают верхний слой грунта, который затем быстро смывается токами воды. Возобновления растительности не происходит. На п-ове Ардли, вокруг станции Бельве, законсервированной в 1967 г., возобновление растительного покрова идет очень медленно и главным образом за счет развития мохового покрова в пониженных участках микрорельефа.

Альгофлора п-ова Файлдс представлена тремя экологическими группами — водорослями континентальных водоемов, напочвенными водорослями прибрежной зоны моря, которые существенно различаются по видовому составу.

На п-ове Файлдс находится более 60 различных по происхождению озер — ледниковые, лагунные и тектоническо-экзарационные. Обычно это небольшие по площади и неглубокие (до 10 м) озера с пологими берегами. Исключение составляет оз. Глубокое, заполняющее кратер вулкана, имеющее глубину порядка 16 м и относительно крутые берега.

Летом почти все озера освобождаются от льда на 2—2.5 месяца за исключением нескольких озер в южной части полуострова, расположенных на высоте более 80 м, которые вскрываются на 1—3 недели. Частые понижения температуры воздуха летом ниже нуля приводят к временному, двух-, трехдневному замерзанию озер,особенно мелких. Температурный режим озер находится в тесной взаимосвязи с температурой воздуха и характеризуется низкими температурами в течение всего года. Температура воды у поверхности озер в летнее время колеблется от 0 до 3° (Симонов, 1973; Говоруха, Симонов, 1973; Орлов, 1973). В прибрежной мелководной зоне небольших озер температура воды иногда повышается до 5—6°, несмотря на присутствие льда в середине озера. Вода озер пресная, однако близость моря вызывает некоторую ее минерализацию преимущественно ветровыми заносами, так что в отдельных озерах концентрация солей достигает $1.5^0/_{00}$ (Симонов, 1973). Химический анализ воды оз. Китеж показал, что нитраты здесь отсутствуют, содержание фосфора колеблется от 0.9 мг/л у поверхности до 9.7 мг/л на глубине 9.7 м. Концентрация кремния составляет 1.13—2.14 мг/л у поверхности и увеличивается с глубиной (Симонов, 1973; Орлов, 1973).

Нами было проведено альгологическое обследование почти всех озер и ручьев п-ова Файлдс. Предварительный анализ альгофлоры показал, что доминирующее положение в водорослевых сообществах бентоса континентальных водоемов занимают синезеленые, зеленые и диатомовые водоросли. Наибольшая плотность заселения субстрата этими водорослями отмечается в прибрежной зоне водоемов. Наблюдается некоторая зависимость плотности заселения субстрата от колебания уровня водоема. В крупных озерах, таких как оз. Китеж, оз. Глубокое и отчасти оз. Длинное, имеющих постоянный сток и, следовательно, незначительные колебания зеркала, водорослевые сообщества прибрежной зоны или почти отсутствуют, или развиваются только у пологих берегов и в устьях или истоках ручьев. В остальных озерах полуострова, имеющих широкую амплитуду колебания зеркала, и особенно в бессточных озерах, водоросли образуют сплошной пояс до 10 м ширины. Местами толщина водорослевой пленки достигает двух сантиметров и имеет красновато-коричневый цвет. Водорослевая пленка состоит из синезеленых и зеленых водорослей, колониальных и одиночных диатомей. К концу лета здесь появляются зеленые нитчатые водоросли рода *Spirogyra*. Водоросли прибрежной зоны играют важную роль в накоплении первичного органического вещества в водоемах. Совместно с беспозвоночными они образуют своеобразный биоценоз континентальных водоемов полуострова.

В большинстве озер в придонном слое хорошо развиты водные мхи рода *Drepanocladus*, которые иногда сплошным ковром покрывают дно. Побеги мхов интенсивно обрастают диатомовыми водорослями. В оз. Китеж, где было собрано несколько проб донных осадков, имеется живая придонная водорослевая пленка, состоящая главным образом из диатомовых водорослей.

Фитопланктон озер чрезвычайно беден. Почти все озера имеют ярко выраженный олиготрофный характер. Планктонные сборы свидетельствуют о незначительном развитии в толще воды диатомовых водорослей. Исключение составляют озера лагунного типа вблизи колоний морских птиц и животных. В этих озерах иногда в летний период наблюдается «цветение» воды за счет интенсивного развития протококковых и диатомовых водорослей. Это объясняется наличием большого количества органических веществ в воде, сносимых с близко расположенных гнездовий птиц и лежбищ морских слонов.

Альгофлора многочисленных на п-ове Файлдс ручьев несколько отличается от таковой озер. Ложе ручьев обычно выстлано водорослевой пленкой, состоящей из колониальных диатомовых водорослей и зеленых нитчатых водорослей рода *Spirogyra*.

Напочвенные водоросли образуют на п-ове Файлдс или самостоятельные сообщества, или входят в состав лишайниково-водорослевых и моховых сообществ. Напочвенные водоросли занимают площади в несколько десятков и даже сотен квадратных метров в северо-западной части полуострова на супесях относительно ровной древней абразионной террасы. Здесь, в пологих понижениях микрорельефа, распространены почти чистые водорослевые формации, состоящие из синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей. Их вегетация происходит более интенсивно в начале лета, в период таяния снежного покрова и положительных температур воздуха днем. В середине лета вследствие иссушения субстрата развитие пленки напочвенных водорослей наблюдается только вблизи снежников, где она в виде шлейфа простирается из-под снежника в сторону стока талых вод. В тех местах, где влаги недостаточно, пленка водорослей чернеет, разрывается и часто уносится ветром. Повторное увлажнение субстрата приводит к быстрому восстановлению пленки напочвенных водорослей.

Массовое развитие напочвенных водорослей является одной из характерных особенностей континентальной Антарктиды. В Субантарктике, на о. Кинг-Джордж, несмотря на интенсивное развитие мхов и лишайников, водоросли не теряют своего значения в растительном покрове. Ряд факторов, таких как положительные температуры воздуха летом, наличие достаточного количества влаги вследствие выпадения осадков, таяния снежников, оттаивания мерзлотного слоя и легкая разрушаемость коренных пород п-ова Файлдс, способствуют интенсивному развитию напочвенных водорослей, которые занимают здесь обширные площади. На о. Хасуэлл и в «оазисе» Бангера (Голлербах, Сыроечковский, 1960) напочвенные водоросли более интенсивно развиваются на поверхности мхов.

В местах скопления пингвинов и морских слонов на поверхности грунта развивается копрофильная *Prasiola*. Пленки этой водоросли образуют зеленые ковры площадью в несколько десятков квадратных метров. По мере удаления от мест гнездовий появляются накипные лишайники рода *Psoroma*, листоватые и кустистые лишайники родов *Leptogium*, *Ramalina*, *Polycaulina* и подушки мхов. Образуются своеобразные водорослево-лишайниковые сообщества прибрежных, богатых органикой участков берега.

Полуостров Файлдс с трех сторон окружен морем и только на северо-востоке имеет сухопутную границу длиной около четырех километров. Благодаря колебанию приливно-отливной волны, достигающей 154 см у пологих берегов, обнажается довольно широкая, до 50 м, литоральная зона. Предварительные результаты альгологических наблюдений на литорали показали, что здесь можно выделить несколько поясов водорослей. Верхняя часть нижней литорали занята поясом синезеленых и нитчатых зеленых водорослей, преимущественно видами *Ulothrix*. Ширина этого пояса достигает 20 см и зависит от крутизны берега. Ниже располагается пояс зеленых водорослей, где доминируют виды *Urospora* наряду с немногочисленными представителями родов *Enteromorpha*, *Geminocarpus* и *Myriactula*.

В многочисленных литоральных ваннах и лужах основными компонентами растительности являются колониальные и одиночные диатомовые водоросли родов *Licmophora*, *Biddulphia*, *Rhabdonema*, *Fragilariopsis* и др. Колонии этих водорослей выстилают ложе ванн коричневым ковром толщиной до 1.5 см.

Особый интерес представляет пояс диатомовых водорослей нижней литорали п-ова Файлдс. Этот пояс встречается отдельными участками в местах, где ледниковые языки по долинам спускаются на литораль. Пояс диатомовых водорослей здесь занимает широкую, иногда до трех метров, полосу в нижней литорали вплоть до уреза воды. Пояс образован колониальными и одиночными диатомеями родов *Synedra*, *Licmophora*, *Fragilariopsis* и др.

Пояс диатомовых не характерен для районов Западной Антарктики и Южных Шетландских островов (Зинова, 1968). В то же время он почти постоянно присутствует у берегов Восточной Антарктики, в частности в заливе Алашеева и у мыса Джеолоджи на Земле Адели (Delephine, Hureau, 1963; Зинова, 1968). Расположение пояса диатомовых у уреза воды в заливе Алашеева и на п-ове Файлдс при его тесной связи с ледниковыми языками свидетельствуют о том, что в сходных экологических условиях, несмотря на значительную широтную разницу указанных районов, наблюдается сходная поясная зональность диатомовых водорослей на литорали.

Сублитораль п-ова Файлдс населена разнообразными макрофитами. Наблюдения с вертолета показывают, что в бухтах восточного побережья заросли макрофитов обычно начинаются в 20—30 м от берега, вне зоны действия прибоя, и простираются на десятки метров в открытую часть моря. Среди береговых выбросов водорослей преобладают виды родов *Ascoseira*, *Desmarestia*, *Phylogigas*, *Gigartina* и др. Сухие талломы этих водорослей часто встречаются и в центральных районах полуострова, куда заносятся ветром.

Фитопланктон прибрежных вод п-ова Файлдс в летний период очень богат и разнообразен. Помимо большого числа бентосных видов диатомовых водорослей заметного развития в фитопланктоне достигают типичные планктонные виды *Coscinodiscus* и *Thalassiosira*.

Была собрана обширная коллекция ископаемых растений из одного местонахождения и найдены еще два местонахождения ископаемой флоры. В проливе Дрейка с борта научно-промыслового судна «Геракл» были собраны коллекция рыб и пробы фитопланктона.

Станцию Беллинсгаузен в летний период часто посещали иностранные ученые. Неоднократно сюда приходило французское океанографическое судно «Калипсо», на котором группа ученых под руководством Ж. И. Кусто выполняла исследования прибрежной зоны моря в районе Южных Шетландских островов. Частыми гостями были ученые из Чили, Аргентины, США. Совместно с иностранными учеными проводились научные экскурсии по полуострову и обсуждались некоторые биологические проблемы антарктических исследований.

Результатом ботанических исследований на п-ове Файлдс летом 1972/73 г. явилась обширная (более 500 проб и образцов) коллекция современных и ископаемых растений. Выполнено описание растительности, частичное ее картирование, проведены необходимые экологические наблюдения. Детальная обработка коллекций позволит специалистам существенно дополнить, а для водорослей впервые описать флору п-ова Файлдс.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградов Н. Д., В. А. Шамонтьев. (1972). Краткая характеристика метеорологического режима района станции Беллинсгаузен 1968 г. Тр. САЭ, 55. — Говоруха Л. С., И. М. Симонов. (1973). Географические исследования на о. Кинг-Джордж (о. Ватерлоо). Информ. бюлл. САЭ, 85. — Голлербах М. М., Е. Е. Сыроечковский. (1960). Биогеографические исследования в Восточной Антарктиде в летний сезон 1957 г. Тр. САЭ, 9. — Грикуров Г. Э., А. Я. Крылов, М. М. Поляков, Я. Н. Цовбун. (1970). Возраст пород в северной части Антарктического полуострова и на Южно-Шетландских островах (по данным калий-аргонового метода). Информ. бюлл. САЭ, 80. — Грикуров Г. Э., М. М. Поляков. (1968а). Геологическое строение п-ова Файлдс, юго-западная оконечность о. Кинг-Джордж (Ватерлоо). Информ. бюлл. САЭ, 71. — Грикуров Г. Э., М. М. Поляков. (1968б). Новые данные по геологии Южно-Шетландских островов (по полевым работам Тринадцатой Советской антарктической экспедиции в январе—феврале 1968 г.). Информ. бюлл. САЭ, 71. — Заморуев В. В. (1968). О геоморфологии п-ова Файлдс на о. Кинг-Джордж (Ватерлоо). Информ. бюлл. САЭ, 71. — Заморуев В. В. (1972). Рельеф и современные рельефообразующие процессы п-ова Файлдс (о. Кинг-Джордж, Южно-Шетландские острова). Тр. САЭ, 55. — Зинова А. Д. (1968). Флора водорослей-макрофитов Антарктики и субантарктики. Атлас Антарктиды, II. — Модель Ю. М. (1966). О содержании понятия «антарктический оазис». В кн.: Материалы гляциологических исследований. Хроника, обсуждения, 12, М. — Орлов А. И. (1973). Географические исследования на полуострове Файлдс. САЭ, 58. — Симонов И. М. (1973). Озера п-ова Файлдс на о. Кинг-Джордж (о. Ватерлоо). Информ. бюлл. САЭ, 85. —

Adie R. J. (1964). Geological history. Antarctic research. London. — Barton C. M. (1965). The geology of the South Shetland Islands. III. The stratigraphy of King George Island. Brit. Antarctic Survey Sci., Rep. 44. — Covarrubias (1965). Observaciones cuantitativas sobre los invertebrados terrestres antarcticos y preantarcticos. Inst. Antarctico Chileno, 9. — Delephine R., J. C. Hureau. (1963). La vegetation marine dans l'Archipel de Pointe Geologie (Terre Adelie). Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat., 35, ser. 2, 1. — Hawkes D. D. (1961). The geology of the South Shetland Islands. I. The Petrology of King George Island. Falkl. Isl. Dep. Survey Sci. Rep., 26. — Orlando H. (1964). The fossil flora of the surrounding of Ardley Peninsula (Ardley island) 25 de Mago island (King George island) South Shetland islands. Antarctic Geology. Amsterdam.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 27 I 1975.

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ

УДК 93/99 (100)58 (063)

Б. А. Старостин

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК МЕЖДУНАРОДНЫХ БОТАНИЧЕСКИХ КОНГРЕССОВ

B. A. STAROSTIN. A HISTORICAL ESSAY OF INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESSES

Международные ботанические конгрессы (МБК) имеют более чем вековую историю. Их деятельность отражает постепенный прогресс в развитии и координации ботанических исследований. С конгрессами связаны имена крупнейших ботаников XIX—XX веков, а также становление ботанической номенклатуры и терминологии. Осветить подробно все многообразные аспекты деятельности МБК и их значение для развития ботаники в рамках краткого очерка невозможно. В настоящей статье автор лишь попытался наметить основные вехи деятельности МБК, проследить тенденции развития их тематики и организации и остановиться отдельно на их нормативных актах в области номенклатуры.

До 1900 года МБК не имели ни постоянных и устойчивых наименований, ни порядковых номеров; их сплошная нумерация впервые была проведена много позднее историком науки Дж. Сартоном (Sarton, 1952 : 294) со ссылкой на тогда еще неопубликованную работу (Verdoorn, 1953). Например, 4-й МБК, на котором были приняты «Декандолевские законы» номенклатуры, в своих изданиях именовался просто «Международным конгрессом ботаники и садоводства 1867 года», и иногда этот самый известный из МБК прошлого века цитируют как «Первый конгресс ботаников» (Бобров, 1958 : 98). 14-й МБК назывался даже просто «Конгресс ботаники и садоводства 1880 года», и т. д. В настоящем очерке конгрессы XX века, т. е. новой серии (чисто ботанической), мы будем нумеровать римскими цифрами, а конгрессы прошлого века (в основном смешанные — ботанические и садоводческие) — арабскими цифрами. Так, «4-й МБК» будет обозначать конгресс, проходивший в Париже в 1867 г., а «IV МБК» — конгресс в Итаке (США) в 1926 году.

Литература, имеющая отношение к МБК, очень обширна и труднообозрима из-за своей разрозненности. Это отчасти компенсируется тем, что МБК XX века, как и вообще научные конгрессы, стимулировали интерес к истории науки. В порядке подготовки к МБК нередко проводились специальные исследования, посвященные либо истории ботаники в стране, где проходил конгресс, либо развитию самих МБК (Sirks, 1935; Fries, 1950; Verdoorn, 1953; Virville, 1954; Thompson, 1960; Stafleu, 1970а, б).

Ботанические конгрессы в XIX веке. Состоявшийся в 1864 г. в Брюсселе 1-й МБК назывался «Международным конгрессом садоводства» (Congrès International d'Horticulture). Первый пункт его программы гласил, что конгресс будет заниматься вопросами как садоводства, так и ботаники; основное место в тематике докладов занимали фитопатология и акклиматизация растений. 2-й МБК, состоявшийся в апреле 1865 года (см. таблицу), носил уже название «Международного конгресса ботаники и садоводства». Его ботаническая ориентация выразилась в обсуждении вопросов анатомии и систематики растений и в дискуссии на тему «Задачи ботанических садов». В то же время большое место в тематике этого и последующих МБК XIX века занимало декоративное и плодовое садоводство. Это было связано с тем, что конгрессы устраивались на основе цветоводческих выставок, которые в 60-х годах прошлого века были очень богатыми и привлекали много участников из разных стран. Идея совмещения МБК с выставками принадлежала Эдуарду Моррану (1833—1886), создателю Федерации садоводческих обществ Бельгии, известному своими работами по бромелиевым и деятельностью в качестве редактора журнала «La Belgique Horticole». Можно сказать, что, благодаря его активности, первые МБК в значительной мере обязаны своим существованием.

Хронологическая таблица
Международных ботанических конгрессов

Порядковый номер конгресса (римские цифры указывают номер в новой серии МБК)	Место и год проведения конгресса	Число участников	Президент конгресса
1	Брюссель, 1864	Около 300	Э. Морран
2	Амстердам, 1865	» 200	К. Оудеманс
3	Лондон, 1866	» 250	А. Декандоль
4	Париж, 1867	» 154	» »
5	Петербург, 1869	» 328	Э. Л. Регель
6	Лондон, 1871	Сведения отсутствуют	Дж. Гукер
7	Гент и Вена, 1873	То же	Э. Морран
8	Флоренция, 1874	» »	Ф. Парлаторе
9	Кельн, 1875	246	Л. Радлькофер
10	Брюссель, 1876	280	А. Декандоль
11	Амстердам, 1877	236	Ф. де Каннар
12	Париж, 1878	384	Л. Лавалле
13	Лейден, 1879	328	Л. Радлькофер
14	Брюссель, 1880	Сведения отсутствуют	Ж. Кикс
15	Антверпен, 1881	То же	Э. Морран
16	Гент и Париж, 1881	» »	» »
17	Петербург, 1884	408	К. И. Максимович
18	Антверпен, 1885	157	Э. Морран
19	Париж, 1889	140	Л. Радлькофер
20	Генуя, 1892	Около 100	О. Пенцинг
I (21)	Париж, 1900	233	Ж. де Сейнес
II (22)	Вена, 1905	504	Р. Веттштейн
III (23)	Брюссель, 1910	305	Т. Дюран
IV (24)	Итака (США), 1926	912	Л. Бейли
V (25)	Кембридж (Англия), 1930	1175	А. Сьюард
VI (26)	Амстердам, 1935	963	Й. Схауте
VII (27)	Стокгольм, 1950	1521	К. Скоттсберг
VIII (28)	Париж, 1954	2648	Р. Эйм
IX (29)	Монреаль, 1959	2913	У. Томпсон
X (30)	Эдинбург, 1964	3660	Г. Годуин
XI (31)	Сиэттл (США), 1969	4493	К. Тиманн

50—60-е годы прошлого века были временем, когда начались периодические международные научные встречи (1853 год — первый международный конгресс по статистике, 1857 год — по офтальмологии, 1860 год — по химии, 1863 год — по ветеринарии и т. д., см.: Sarton, 1952 : 290—302). До этого были только единичные международные научные конгрессы типа медицинского съезда в Риме в 1681—1682 гг., промежутки между которыми составляли иногда многие десятилетия, или же региональные съезды. В организации регулярных отраслевых международных конгрессов ботаники имели преимущество благодаря своему опыту межнационального контактирования (обмен гербарными образцами, путешествия; наличие таких естественных центров международного сотрудничества, как гербарии Декандолей и Буассье в Женеве или ботанический сад и гербарий в Кью). Как предсказал Альфонс Декандоль (1806—1893) в речи, которой он открыл 3-й МБК (Лондон, 1866), за первыми МБК последовала серия международных съездов, быстро охвативших все отрасли науки. В 1871 г. на свой первый международный конгресс собрались географы, в 1878 г. — геологи, в 1889 г. — зоологи и физиологи.

Основной проблемой при организации первых МБК было обеспечение действительно международного участия. Отсюда их приуроченность к выставкам. Типичным эпизодом времен «малой науки» была история несостоявшегося 21-го МБК. Он был назначен на 1893 г. и должен был проходить в Мадисоне (США, Висконсин), недалеко от Чикаго, где проходила всемирная выставка. Американские организаторы конгресса ожидали, что многие ученые так или иначе приедут на нее и заодно посетят конгресс. Тем не менее никто из иностранных (даже канадских) ботаников не приехал, так что участники Мадисонского конгресса постановили вычеркнуть из его названия слово «международный».

Надо сказать, что государственные органы ни в России, ни в других странах не оказывали конгрессам существенной помощи, хотя формально они проходили обычно под эгидой официальных организаций; приезжавшим ученым спорадически в той или иной форме оплачивалось их пребывание на конгрессе, выдавались премии, памятные подарки и т. п. На заседания для «представительства» и наблюдения посылались в большом количестве делегаты от правительств или благотворительных учреждений, имевшие нередко мало отношения к науке.

Целевые установки конгрессов накладывали отпечаток на их структуру и тематику, определив, в частности, садоводческий уклон первых МБК. Их секционный состав был прост: имелись секция ботаники и секция садоводства; председатели секций избирались в ходе заседаний. В тематике ботанических секций большое место занимали вопросы возникшего незадолго перед тем дарвинизма. Последний нередко подвергался критике, поскольку общая обстановка на первых МБК была достаточно консервативной. Преобладающей точкой зрения был «ограниченный трансформизм». В 1865 г. французский птеридолог Антуан Фе, председательствовавший на ботанической секции 2-го МБК, сформулировал эту позицию, высказав «убеждение, что изменчивость существует, но виды остаются постоянными» (Stafleu, 1970a : 10). Этот взгляд отстаивался и в докладе о понятии вида, прочитанном на том же конгрессе главным ботаником Петербургского ботанического сада Э. Л. Регелем. Такой подход преобладал на МБК 70-х годов XIX века, и перелом произошел только после того как дарвинизм стал общепризнанной теорией и были выполнены исследования А. Грея, Л. Радлькофера, А. Эйхлера, А. Энглера и др., доказавшие применимость эволюционной теории к ботанике. Впервые на 17-м МБК (Петербург, 1884) произошел широкий обмен мнений по филогенезу и «аффилиации» отдельных таксонов (доклады А. И. Вилькинса, Г. Г. Райхенбаха, Л. Виттмака и др.; см.: Bulletin. . ., 1885). Позднее, особенно начиная с доклада Г. де Фриза на I МБК в 1900 г., большое внимание на МБК стало уделяться проблеме генетических механизмов эволюции.

Ботанические секции 3-го (Лондон, 1866) и особенно 4-го (Париж, 1867) МБК занимались преимущественно вопросами номенклатуры растений. Следует, впрочем, отметить также морфологические доклады Ф. Киршлегера, Л. Радлькофера, М. Робийяра и К. Шульц-Шульценштейна («Теория анафитоза растений») на 4-м МБК (Fournier, 1867). 5-й МБК, по предложению Э. Л. Регеля, собрался в 1869 г. в Петербурге. Яркое описание условий работы конгресса дал в своих письмах Дж. Гукер, который прибыл на него, хотя и не смог получить командировки от британского казначейства. Между прочим, визит Гукера в Петербург совпал с 250-летием события, которое можно считать началом англо-русских ботанических контактов, — посещения России Джоном Традескантом-старшим. Прием, оказанный Гукеру и другим участникам конгресса, был пышным, вплоть до аудиенции у императора. Но организация работы конгресса, как об этом Гукер писал А. Грею и Дарвину, оказалась неудач-

ной (см.: Huxley, 1918:80—97) и его результаты в истории МБК не
особенно значительными. Доклады на 5-м МБК были посвящены физ
гии растений и ботаническим вопросам садоводства (Regel, 1870).[1] В
щение иностранных посетителей вызвала, однако, выставка садовод
организованная параллельно с 5-м МБК в Петербурге. Э. Морран и
гие деятели бельгийского садоводства посвятили ей иллюстрирова
сборник «Les floralies Russes de 1869», где признали, что петербур
выставка пошатнула славу бельгийского цветоводства как лучшего в

Второй петербургский конгресс (17-й МБК, 1884),[2] осуществл
которого также во многом было заслугой Э. Л. Регеля (вице-прези
Российского общества любителей садоводства, курировавшего конг
был организован гораздо лучше. Он проходил под руководством К. И.
симовича, И. П. Бородина, Х. Я. Гоби, К. Э. Мерклина, А. С. Фамин
и других известных русских ботаников. В центре внимания конг
были важные теоретические вопросы. Помимо уже упомянутых соо
ний, связанных с эволюцией растений, К. А. Тимирязев прочел до
«Современное состояние наших сведений о функции хлорофилла»,
изложил свои открытия о наибольшем значении для фотосинтеза крас
а не желтых лучей, о компонентах хлорофилла и его «сенсибилизи
щей» роли в разложении углекислоты. К. И. Максимович сделал до
о петербургских гербариях по флоре Монголии и Тибета, собра
в 70-х годах Н. М. Пржевальским и Г. П. Потаниным. Сборник тр
конгресса, изданный в 1885 г. Российским обществом садоводства, в
чал статьи на пяти языках; английском, испанском, немецком, рус
и французском.

На этом же МБК итальянским ботаником Л. Никотрой было впе
выдвинуто предложение создать международную службу ботаниче
библиографии, а также основать единое международное ботанич
общество. Эта попытка, хотя она казалась преждевременной и не
вала обсуждения, предвосхитила усилия Лотси и других ботан
XX века по созданию постоянно функционирующих междунаро
ботанических центров и выпуску реферативных журналов.

Созванный на следующий год 18-й МБК обсудил вопросы орга
ции ботанических исследований (доклад Л. Эрреры и Э. Лорана «
и организация ботанических лабораторий»), а также вопросы флорис
и тропической ботаники (флора Конго). Доклад Л. Радлькофера на
МБК представлял одну из первых попыток применения анатомиче
метода к филогенетике растений. 19-й МБК, состоявшийся в 1889
был посвящен ботанической картографии. На 20-м МБК собравш
в 1892 г. в Генуе, в связи с открытием там ботанической лаборат
основным событием была дискуссия вокруг номенклатурных нов
О. Кунце. Решение было отложено до следующего конгресса, кот
по случаю 400-летия открытия Америки и Всемирной Колумбовско
ставки, было постановлено впервые провести в Новом Свете, а им

---

[1] В трудах этого конгресса была опубликована, в частности, работа п
сора Дерптского (ныне Тартуского) университета Г. М. Виллькомма «Движение
в растении», сообщение Э. Моррана (Брюссель): «О влиянии света» и два до
Т. Орфанидеса (Афины) о флоре Греции и возможностях ее использования для
щения фонда декоративных растений.

[2] В промежутке был еще ряд МБК (см. таблицу). Отдельные доклады на н
свящались флористике, анатомии, методике, но преимущественно они заним
прикладными вопросами — борьбой с филлоксерой, организацией цветочных
вок, проблемами преподавания и т. п.; так, первый пункт программы 14-го МБК
гласил: «Конгресс занимается в основном прикладными вопросами ботаники и
водства». На 8-м МБК (1874) в программу впервые включены были экскурсии (п
кане); этот конгресс впервые был наименован «Международным ботаническим ко
сом» (Congresso Internazionale Botanico). 17-й (второй петербургский) конгрес
первым после того, как ботанические конгрессы стали собираться отдельно от са
ческих (разделение произошло на 16-м МБК, Гент и Париж, 1883). Впрочем, с
садоводства на МБК еще некоторое время сохранялась. На 17-м МБК она была
именована в секцию прикладной ботаники, а, начиная с 1889 года, упразднена.

в Мадисоне. Этот конгресс, как мы уже говорили, не удался, и впервые произошел длительный — восьмилетний — перерыв в работе МБК.

Структура и организация международных ботанических конгрессов в XX веке. К концу XIX—началу XX века в развитии ботаники произошли важные сдвиги, которые не могли не найти отражения в структуре и организации МБК. Дифференциация исследований и их увеличивающийся размах привели к дальнейшей дифференциации конгрессов; например, в 1899 г. из МБК выделились международные конференции по селекции и гибридизации растений, превратившиеся впоследствии в международные генетические конгрессы; позднее обособились также конгрессы по помологии, фитопатологии и т. д. В результате развития ботанических исследований на всех континентах МБК постепенно превратились из в основном западноевропейских во всемирные в полном смысле слова. Представители России и США регулярно посещали МБК еще с 70-х годов; в 80-х годах появляются ботаники из Латинской Америки (первыми были бразильский путешественник К. Бино из Петрополиса и А. Эрнст, профессор естественной истории из Каракаса, посетившие 14-й МБК в Брюсселе, 1880) и балканских стран (после 18-го МБК, Антверпен, 1885), а в начале XX века и из стран Азии. В частности, на III МБК (Брюссель, 1910) были представители Китая, Филиппин, Японии; Б. Хаята доложил о своей известной впоследствии работе о флоре Тайваня. В дальнейшем число ботаников из внеевропейских стран непрерывно увеличивалось.

Эти обстоятельства привели к необходимости реорганизации работы МБК. Обновление символически выразилось в том, что собравшийся в 1900 г. в Париже Всемирный съезд ботаников конституировал себя не как очередной 21-й, а как «Первый Международный ботанический конгресс», открыв новую серию МБК. С 1905 года установилась современная структура МБК с тематическими секциями и пленарными заседаниями. Правда, сначала наборы проблемных секций были довольно случайными. Так, на Венском МБК (1905 г.), помимо номенклатурной комиссии, работали три секции: регенерации, послетретичной истории флоры Европы и ассимиляции углекислоты. Позднее установилась более логическая секционная структура, в той или иной мере охватывающая все основные разделы ботаники, хотя число и состав секций на отдельных МБК до настоящего времени сильно варьируют. Дальнейшее усовершенствование структуры было произведено на VIII МБК (Париж, 1954); доклады и сообщения на 28 секциях были сгруппированы по проблемам, как бы по микросимпозиумам в пределах секции (см., например, Прошкина-Лавренко, 1955).

Наряду с секционной работой на многих конгрессах, начиная с IV МБК (лекции Ф. Вента и Э. Смита), стали дополнительно включать в программу лекции на общих заседаниях конгресса. Так, на X МБК М. Кальвином была прочитана лекция «Химическая эволюция», а П. У. Брайаном — «Гиббереллины и их биологическое значение».

МБК новой серии сохранили традицию устраивать выставки, хотя уже не как доминирующий элемент. I МБК собрался в связи со Всемирной выставкой 1900 года в Париже, но на нем была и своя, ботаническая выставка, а именно: выставка коллекций грибов, отчет о которой был помещен в трудах конгресса. III МБК (Брюссель, 1910) впервые сопровождался коммерческой выставкой (оптика Цейсса). В дальнейшем выставки обычно непосредственно иллюстрировали важнейшие элементы программы конгресса (например, выставка геоботанических карт, организованная А. Госсеном на VIII МБК; см.: Лавренко, 1955), но нередко их цели были популяризационными и педагогическими. Так, весьма интересной была выставка ботанических иллюстраций художников из 28 стран на XI МБК (Lawrence, 1969).

Столь же неотъемлемым элементом МБК стали экскурсии. На II МБК были организованы экскурсии по Австро-Венгрии, на III МБК — в Арденны. На VI МБК состоялись экскурсии на острова и польдерные земли Голландии. Особенно выделялся в этом отношении VIII МБК, в связи с которым были проведены экскурсии в окрестностях Парижа, затем, после переезда в Ниццу, в ее окрестностях; между основной, парижской, сессией и до переезда конгресса в Ниццу состоялось 25 экскурсий по всей Франции, особенно в Пиренеях. Помимо этого, перед началом конгресса было проведено 19 экскурсий по Франции и Северной Африке и еще 5 экскурсий после его окончания (на Корсику и в западную тропическую Африку — Сенегал, Гвинею и др.) (Лавренко, 1954; Баранов, 1956; Курсанов, 1956). Об экскурсиях этого и последующих МБК издавались иногда специальные отчеты имеющие научное значение (Sauvage, 1956; Baldwin, 1962).

Многократно в XX веке предпринимались усилия увеличить роль МБК как организующего центра для интеграции и координации ботанических исследований. Следует отметить, что и раньше на МБК неоднократно выдвигались предложения о координации монографических обработок и об их разделении между ботаниками во избежание дублирования. Впервые такое предложение было сделано К. Кохом в 1865 г. на 2-м МБК, но оно не встретило поддержки. Датский ботаник Ф. А. Микель выразил общее мнение, объявив, что «и так все знают, кто над чем работает». (Stafleu, 1970a : 11). Хотя на 18-м МБК аналогичное, но более реалистическое предложение Л. Радлькофера было поддержано, оно также не имело практических последствий. Предложение это заключалось в том, чтобы «изучение растительных видов было распределено по важнейшим ботаническим центрам в Европе. Каждый центр получил бы определенную группу растений, в которой находились бы все материалы, разбросанные по разным коллекциям» (Фишер фон Вальдгейм, 1886 : 13). Не удалась и попытка Я. Лотси, который вместе с К. Гебелем, Р. Веттштейном и другими видными австрийскими и немецкими ботаниками основал в 1901 году Международную ботаническую ассоциацию, первоначально для выпуска реферативного журнала, но затем и в качестве постоянного органа для созыва конгрессов и даже директивного центра, постановления которого были бы обязательны для всех ботаников. После первой мировой войны ассоциации не удалось восстановить свою активность, а реферативный журнал в значительно более удобной форме стал выходить в США (известные «Botanical Abstracts») вне прямой связи с МБК. Более удачным оказался опыт интеграции в рамках Международного союза биологических наук (МСБН). В 1935 г. впервые было проведено совместное заседание МБК и МСБН, где было решено, что ботаническая секция МСБН будет функционировать как связующее звено между отдельными МБК и созывать их. МСБН в свою очередь входит в Международный совет научных союзов, и в целом можно ожидать в дальнейшем более тесного включения МБК в систему межнаучных связей.

Тематика и основное содержание работы международных ботанических конгрессов 1900—1969 годов. Соответственно секционной структуре и организационным возможностям МБК варьировало и содержание их деятельности, которое мы можем здесь рассмотреть лишь в самом общем виде (о вопросах номенклатуры см. следующий раздел) на примере некоторых наиболее характерных направлений их работы (особенно, когда речь идет о последних конгрессах с их сотнями сообщений, не ставших еще в полном смысле достоянием истории науки). Всего с 1900 года состоялось одиннадцать МБК. Если не считать двух мировых войн, интервалы между конгрессами составляли пять лет. На VII МБК (1950) было принято постановление утвердить на будущее этот промежуток времени как постоянный, причем собирать конгрессы попеременно один раз в Европе, один раз за ее пределами.

Основным организатором I МБК был Эмиль Перро (1867—1951), французский анатом растений. Он издал немедленно после конгресса его труды, структура которых стала образцом для изданий всех последующих МБК (Perrot, 1900). На I МБК наибольшее внимание привлек доклад Г. де Фриза «Изменчивость и мутирование». Этот доклад подытожил первую стадию его исследований до переоткрытия им (через несколько месяцев) законов Менделя и до опытов с *Oenothera lamarckiana*. Однако уже здесь де Фриз обосновал понятие мутации и сделал из него практические выводы, касающиеся селекции. Другие сообщения были посвящены проблемам эмбриологии, анатомии, физиологии, систематики и географии растений. Достижением II МБК и его организаторов — Р. Веттштейна, Ю. Визнера (сопредседатели конгресса),Й. Дерфлера, А. Кернера — было обеспечение высокого уровня международного сотрудничества; этому способствовали координация издательской деятельности конгресса со вновь организованной тогда Я. Лотси Международной ботанической ассоциацией и выпуск Дерфлером его известных справочников (адресных книг и сборника портретов ботаников).

III МБК (1910) впервые уделил значительное внимание охране природы, а также оставил ряд документов посвященных систематизации и составлению библиографии ботанической литературы. В области геоботаники было принято важное решение считать основной единицей классификации растительности ассоциацию. Б. А. Федченко выступил с докладом «Растительность Азиатской России», где дал обзор русских исследований и схему зональности. Было принято постановление провести очередной МБК в Лондоне весной 1915 года, но он не состоялся в связи с войной, и IV МБК собрался только через 16 лет (впервые в Америке). Конгресс был открыт докладом Ф. Вента о движениях растений. Всего на 13 секциях конгресса было заслушано около 300 сообщений, в том числе нескольких советских ученых (Н. И. Вавилова, А. Т. Кирсанова, Н. А. Максимова, Н. М. Тулайкова и др.).

На V МБК (Кембридж, 1930) работало 8 секций: бактериологии, микологии и фитопатологии, географии и экологии растений, морфологии и анатомии, физиологии растений, палеоботаники, систематики и номенклатуры туры, а также генетики и цитологии. Программа последней представляла особый интерес. В нее были включены доклады Э. Винге (Дания) «Наследственность у растений, связанная с X и Y хромосомами», С. Дарлингтона «Образование хиазм и спаривание хромосом у *Fritillaria*»; на этой же секции Н. И. Вавилов выступил с докладом «Линнеевский вид как система», в котором изложил открытый им закон гомологических рядов и связал его с принципами экологической дифференциации вида. В докладе Н. А. Максимова на секции географии и экологии было развито новое понятие о ксерофитизме, уточнившее представление А. Шимпера. В целом этот МБК был чрезвычайно представительным и стал (наряду со следующим) достойным завершением всей довоенной серии МБК. Благодаря докладам Ж. Брауна-Бланке, Г. Дю Рие, А. Тенсли и Г. Турессона V МБК сыграл также важную роль в становлении современной экологии растений. На VI МБК (1935) значительное место заняли вопросы филогении и истории растительного мира. Теме «Кейтониевые, семенные папоротники и эволюция покрытосеменных» был посвящен особый симпозиум палеоботанической секции, на котором Г. Томас, Р. Флорин, Б. Сани и другие ученые рассмотрели весьма остро стоявший в те годы вопрос о классификации ископаемых *Pteridospermidae* и об их значении для проблемы происхождения покрытосеменных и для филогенетики в целом. На этом МБК Э. Синнотт сделал доклад «Генетическая основа размеров и формы организма», открывший серию генетико-морфологических исследований автора и его школы.

Деятельность собравшегося после 15-летнего перерыва в Стокгольме (1950) VII МБК проходила в 15 секциях. На этом конгрессе была основана Международная ассоциация таксономии растений. Ее президентом был избран Ш. Бени, а секретарем — И. Ланьяу. Г. Эрдтман сделал доклад о палинологии как новой области морфологии и систематики. Значение этого доклада было тогда же отмечено Г. Ламом и подтверждено развитием палинологических исследований.

VIII МБК был приурочен к столетию французского ботанического общества (Virville, 1954), в связи с чем он был созван на год раньше срока (июль 1954 года вместо 1955 года) и именно в Париже. На конгрессе присутствовала советская делегация (14 человек); три советских ботаника были избраны почетными президентами конгресса (П. М. Жуковский, А. Л. Курсанов, В. Н. Сукачев). Из выступлений на этом МБК особо следует отметить доклад К. Ван-Стениса «Общие принципы составления флор». Ряд докладов советских ботаников был опубликован к конгрессу в двухтомнике «Вопросы ботаники» под редакцией В. Б. Сочавы и О. В. Заленского (1954).

Заседания IX МБК (Монреаль, 1959) проходили в 14 секциях, из которых девять были общими (палеоботаника, морфология и анатомия, физиология растений и др.) и пять частными (по отдельным группам растений). Избранные сообщения IX МБК через два года были опубликованы в виде двухтомника, дающего панораму современной ботаники («Recent advances in botany», Toronto, 1959, vol. 1—2). Обстоятельные отчеты о работе секций VIII и IX МБК были опубликованы в «Ботаническом журнале» (Куприянова, 1955, 1960; Прошкина-Лавренко, 1955; Серебряков, 1955; Шенников, 1956, Поддубная-Арнольди, Яковлев, 1960; Сочава, 1960; Тутаюк, 1961) в связи с чем мы не будем на ней останавливаться.

Пленарная сессия X МБК (Эдинбург, 1964) проходила совместно с общим собранием ботанической секции МСБН. На X МБК большое внимание было уделено вопросам фитоценологии, обсуждавшимся на секциях прикладной ботаники, социологии растений и фитогеографии. В этой области «тенденции к углублению исследований выразились в принятии положения, что растительное сообщество образует единое целое со средой. . . в проведении длительных долголетних наблюдений на постоянных площадях. . . в широком применении эксперимента, в стремлении дать математическую трактовку изучаемых явлений» (Работнов, 1965 : 149). Эти тенденции явились развитием многочисленных предшествовавших исследований, также в определенной мере концентрировавшихся вокруг МБК (Rübel, 1928; Шенников, 1956). Симпозиумы, состоявшиеся во время X МБК, дали возможность выпустить сборники, приближающиеся к коллективным монографиям (Esser, Raper, 1965, и др.).

Наконец, XI МБК состоялся в августе 1969 года в Сиэтле (США). На нем работали 9 секций; впервые в качестве самостоятельной секции была выделена история ботаники. Среди почти четырех с половиной тысяч участников конгресса был ряд делегаций развивающихся стран, в том числе 36 человек от Индии, 6 от Нигерии, 7 от Филиппин и др. Присутствовали делегации социалистических стран (Венгрии, ГДР, Польши, Румынии, Чехословакии) и, как и на предшествовавших трех МБК, делегация СССР (39 человек). Специальные симпозиумы конгресса были посвящены роли ботаники в увеличении мировых запасов продовольствия, а также взаимосвязям ботаники и геологии. На XI МБК было принято решение увеличить интервал между МБК с пяти лет до шести и провести очередной, XII, МБК в 1975 году в СССР, в Ленинграде.

Вопросы номенклатуры на Международных ботанических конгрессах. Проблемы номенклатуры, как в силу их важности для обеспечения единства науки, так и потому, что именно в этой области, скорее всего, можно надеяться на установление общеобязательных норм, всегда занимали в деятельности МБК особое положение. Если тематика различных секций, отражая состояние науки в данный момент, нередко бывала представлена на конгрессах сообщениями, мало связанными с предшествующей деятельностью МБК, то обсуждение вопросов номенклатуры (представляющей собой в определенном смысле язык ботаники) неизменно начиналось с той точки, на которой оно заканчивалось на предыдущем МБК. Можно сказать, что в первую очередь именно анализ и установление правил номенклатуры определяет преемственность всех МБК, начиная с 60-х годов прошлого века.

Все развитие правил ботанической номенклатуры теснейшим образом связано с историей МБК и выразилось в практическом отношении в современной, хотя и относительной, стабилизации названий, а в теоретическом отношении — в обосновании принципов номенклатуры и в создании ее основных документов: «Законов ботанической номенклатуры» 1867 года, «Международных правил ботанической номенклатуры» 1906 года и «Международного кодекса ботанической номенклатуры» 1952 года. Эти документы были приняты соответственно на 4-м, II и XII МБК и прошли затем каждый через ряд изменений и дополнений.

Впервые вопрос о номенклатуре был поставлен на 2-м МБК (1865), причем не на ботанической, а на садоводческой секции. На ее заседании было решено давать новым сортам не латинские названия, а произвольные имена на основе новых языков. На 3-м МБК (1866), уже в ботанической секции, было принято решение рассмотреть вопрос о кодификации номенклатуры на следующем, 4-м, конгрессе. К его началу Альф. Декандолем был подготовлен текст «Законов ботанической номенклатуры» (De Candolle, 1867), по экземпляру которого получил каждый участник конгресса. Джон Брике (1870—1931), известный швейцарский ботаник и директор Женевского ботанического сада, сменивший Альф. Декандоля в роли организатора конгрессов и автора основных номенклатурных документов, верно заметил, что «подготовительная работа Альфонса Декандоля состояла в основном в том, чтобы кодифицировать то, что уже вошло в употребление» (Briquet, 1905 : 3). Текст «Законов» был одобрен конгрессом, и для окончательной его отработки была назначена комиссия, куда, помимо самого Декандоля, вошли четыре французских ботаника (А. Боро, Л. Бюро, Э. Коссон и Э. Планшон), а также Г. Уэдделл (от Англии) и А. Эйхлер (от Германии). После тщательного обсуждения в комиссии этот кодекс, или «Декандолевские законы» (как его позднее стали называть), был вновь представлен конгрессу, вторично с некоторыми изменениями опубликован в его трудах и принят как общеобязательный. Он действовал лишь до 1905 года. Непреходящая ценность «Декандолевских законов» заключается в их основных идеях, которые никогда не отбрасывались и сохраняют свое значение и теперь. Это относится прежде всего к принятию трудов Линнея за исходный пункт для всей номенклатуры растений. Статья 25 кодекса 1867 года гласит, что «каждая группа растений может иметь в науке только одно действительное имя, а именно: первое, принятое для нее Линнеем, или впервые данное ей Линнеем или последующим автором». Только венским конгрессом 1905 года было уточнено, какие именно работы Линнея и других авторов берутся за основу номенклатуры соответствующих групп, хотя основные соображения на этот счет (включая особую роль «Species plantarum» и «Genera plantarum») были высказаны Декандолем в его разборе возражений против предложенного им кодекса (De Candolle, 1883). Сохранилось от этого кодекса и такое правило: при переносе какого-либо вида в другой род видовой эпитет должен сохраниться (ст. 57), хотя одно время (особенно при составлении «Index Kewensis») от этого принципа и отступали. Часто применяется до наших дней идея статьи 53 «Декандолевых законов», гласящей, что «изменение (диагностического) признака или переработка группы, при которой некоторые члены из нее удаляются или к ней вновь прибавляются, не дает оснований менять имя этой группы». Из других положений составленного Декандолем кодекса отметим четкую иерархию таксономических единиц (класс, подкласс, порядок, род, подрод, секция, подсекция, вид; но «порядки» — les ordres — еще понимались в смысле семейств), принципы сохранения или несохранения названий и отнесения культурных разновидностей, где возможно, к родоначальным для них диким.

Кодекс, предложенный Декандолем на основании опыта авторского коллектива, выпустившего крупнейшую таксономическую сводку XIX века — «Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis», к концу XIX века перестал удовлетворять систематиков из-за возможности по-разному толковать многие статьи кодекса. На 20-м МБК (Генуя, 1892) была сделана попытка внести в него уточнения, в частности, узаконить 1753 год («Species plantarum») как исходную дату для приоритета. Однако, 20-й МБК не был достаточно авторитетным (всего около ста участников, из них только 40 неитальянцев). На особой точке зрения по ряду номенклатурных вопросов стояли американские ботаники. В 80—90-х годах немецкий ботаник О. Кунце, исходя из того, что в «Species plantarum» наименования представляют в основном nomina seminuda, отстаивал в статьях в журналах «Gärthnerisches Centralblatt» и «Botanische Centralblatt» как исходную дату для приоритета родов 1737 год («Genera plantarum» Линнея). В 1891—1893 годах Кунце издал три тома «Revisio generum plantarum secundum leges nomenclaturae internationales». В третий том он включил свой «Исправленный кодекс ботанической номенклатуры» («Codex nomenclaturae botanicae emendatus»), где дал свои толкования всем статьям «Декандолевских законов». На основании буквального понимания приоритетных и прочих положений кодекса и убеждения Кунце, что «современная ботаническая номенклатура тяжело больна» и что формальное соблюдение всех подробностей кодекса, «хотя и может иным показаться чем-то мелочным, все же необходимо для создания единой номенклатуры» (Kuntze, 1891—1893, I : VII—IX), он переименовал более 1600 родов и 30 000 видов растений. Реформа Кунце после выхода первого же тома вызвала множество возражений, которым он составил обзор с попыткой опровержения (Kuntze, 1893). На практике, однако, гораздо более здоровой основой для унификации оказался выпущенный в 1895 году английскими ботаниками «Index Kewenis». К началу XX века необходимость нового всестороннего обсуждения вопросов номенклатуры на МБК стала очевидной.

Чтобы сделать это обсуждение компетентным, I МБК (1900) избрал Международную комиссию по ботанической номенклатуре (47 человек). В нее входили такие крупные ботаники, как П. Ашерзон, Н. Бриттон, Р. Веттештейн, Г. Галлир, К. Декандоль, О. Друде, Дж. Брике, А. Б. Рендл, П. А. Саккардо, А. Энглер и др. Россию в комиссии представляли Н. И. Кузнецов, А. Н. Петунников и А. А. Ячевский (первые два не принимали участия в голосовании). Дж. Брике был назначен комиссией докладчиком по вопросам номенклатуры — обязанность, которую он исполнял до Кембриджского конгресса 1930 года. К II МБК (1905) Брике подготовил проект «Международных правил ботанической номенклатуры» (в их составлении и редактировании, помимо Брике, участвовали Ш. Флао, Г. Хармс и А. Б. Рендл) и сводный обзор всех предложений, сделанных с 1867 по 1904 год по вопросам номенклатуры и исправления Парижского кодекса (Briquet, 1905). Этот обзор сначала был напечатан в предварительном виде, т. е. в наборе были оставлены пустые места для указания числа голосов, полученных каждым предложением, и 15 декабря 1904 года был роздан членам номенклатурной комиссии (процедура, использовавшаяся и на последующих МБК). После ряда обсуждений и голосования в комиссии в феврале 1905 года был подготовлен окончательный текст, который и был утвержден на II МБК.

Текст «Международных правил» имеет ряд важных преимуществ по сравнению с «Законами», принятыми в 1867 году. Слово «Законы» (lois) в заглавии почти единогласно было изменено на «Правила» (règles), в соответствии с нормативной, а не онтологической трактовской номенклатуры. Было проведено оказавшееся весьма удобным различие между правилами, нарушение которых влечет недействительность наименования, и советами (recommendations, Empfehlungen), «нарушению которых в наименованиях не следует подражать, но сами эти наименования не могут быть отвергнуты» (Briquet, 1905 : 17). Относительно исходной для приоритета даты, 1753 год был утвержден почти без споров, что подтвердило, что это решение выражает уже установившуюся (несмотря на отдельные возражения) норму. Признание авторитета «Species plantarum» явилось естественным выводом из Парижского кодекса (ср.: De Candolle, 1883), и даже шире — из всего развития ботаники в XIX веке, поскольку еще О. П. Декандоль в § 179 своей «Théorie élémentaire» (De Candolle, 1813 : 244) писал о той же дате — 1753 годе: «Этот метод номенклатуры, получивший название линнеевской номенклатуры, с восторгом был принят натуралистами и является единственно допустимым после опубликования труда Линнея в 1753 году». Той же цели обеспечения реальной преемственности таксономических трудов служило и принятие nomina generica conservanda, направленное против абсолютизации принципа приоритета, лишающий в конечном счете смысла ту устойчивость, ради которой вводится этот принцип. На III МБК (1910) работали специальные подкомиссии для последовательного применения «Международных правил» к низшим растениям. В трудах III МБК были опубликованы также списки новых nomina generica conservanda; публикация аналогичных списков стала традицией последующих МБК. На этом же конгрессе была сделана попытка унифицировать номенклатуру в области географии растений (Flahault, Schröder, 1910).

Разработанные комиссией Брике «Международные правила», в основном действовали до стокгольмского VII МБК (1950), хотя за этот почти полувековой период они не раз дополнялись. Особенно существенным было введение на V МБК (Кембридж, 1930) метода типификации, т. е. выделения для каждой группы ее элемента («номенклатурного типа» группы), с которым ее название неизменно связывается. К VI МБК Г. Хармсом было выпущено полное издание «Правил» (International rules. . ., 1935), включающее исчерпывающий на 1935 год список nomina generica conservanda (660 родовых названий растений, в том числе 600 цветковых; из последних 350 были добавлены на VI МБК). С этого издания Я. И. Прохановым был сделан в 1949 году русский перевод под редакцией А. А. Гроссгейма и Б. К. Шишкина. Расширением принципа консервации явилось также принятие на VI МБК списка 186 подлежащих сохранению названий семейств.

Следующий, VII, МБК вернулся к рассмотрению вопросов номенклатуры. На нем была создана комиссия по разработке номенклатурного кодекса; «Международные правила» подверглись коренной переделке и были заменены новым документом, стокгольмским «Международным кодексом ботанической номенклатуры», опубликованным в 1952 году. На VII МБК для «садовой (культурной) разновидности» был введен сокращенный термин «культивар», а для обозначения «систематической (таксономической) группы» любого ранга — по предложению Г. Лама, термин «таксон», быстро ставший общепринятым.[3] Была добавлена статья 26-бис о том, что подрод, содержащий типовой для родового наименования вид, должен носить это наименование; сделан также ряд уточнений относительно того, какие способы воспроизведения означают и какие (например, микрофильмы или литография с рукописи) не означают эффективного опубликования таксонов; уточнены принципы определения грамматического рода и оформления названий надродовых таксонов при повышении их ранга. В ст. 18 был введен пункт о заменяющих типах (лектотипах, неотипах), с указанием о предпочтительности лектотипа перед неотипом; были введены и другие уточнения относительно номенклатуры дикорастущих, культурных и ископаемых растений (Smith, 1950; Wit, 1950; Проханов, 1957). На том же конгрессе обсуждался вопрос об отмене консервируемых названий семейств *Palmae*, *Gramineae*, *Cruciferae*, *Leguminosae* и других и о распространении на эти семейства обозначения через типовой род и окончание *-aceae*. При голосовании это предложение было отвергнуто, однако позднее, на XI МБК, обсуждение соответствующего правила возобновилось согласно предложению, обоснованному А. Кронквистом, А. Л. Тахтаджяном и В. Циммерманом (1966). На VIII МБК Стокгольмский кодекс был заменен Парижским кодексом 1954 года и соответствующая замена проводилась на каждом из последующих МБК. Однако принятые ими кодексы представляют в сущности варианты стокгольмского. Во всяком случае они меньше отличаются от стокгольмского, чем этот кодекс от «Международных правил»; сохраняется, в частности, стокгольмская нумерация статей и советов. Парижский кодекс 1954 года, подготовленный и изданный комиссией под председательством И. Ланьяу, также был переведен на русский язык (в 1959 году Я. И. Прохановым под редакцией Б. К. Шишкина и И. А. Линчевского).

---

[3] В 1959 году употребление обоих этих терминов было одобрено XIII Международным садоводческим конгрессом в Лондоне и принято вместе с рядом других положений кодекса ботанической номенклатуры (например, о принципах эффективного опубликования, о составлении названий гибридов).

Одной из особенностей Парижского кодекса 1954 года было обособление раздела принципов от правил и советов; было пересмотрено большое количество nomina conservanda (особенно по водорослям и лишайникам). Дополнены были статьи об эффективном обнародовании, из способов которого было исключено обнародование путем невыцветающей автографии (после 1 января 1953 года), распространения эксикат или опубликование в коммерческих изданиях. На VIII МБК было постановлено также разработать удовлетворяющие современным требованиям правила номенклатуры ископаемых растений. Эта задача была возложена на Комитет по палеоботанической номенклатуре, предложения которого были впоследствии приняты IX МБК.

После принятия Парижского кодекса 1954 года оставался еще ряд спорных вопросов номенклатуры, хотя в целом число номенклатурных предложений стало снижаться. Так, если на VII МБК (1950) было выдвинуто 550 новых предложений по номенклатуре, то с VIII по X МБК обсуждалось каждый раз по 300—400 таких предложений (в снижении их числа сыграло роль решение номенклатурной секции VIII МБК не обсуждать предложений, собравших менее 200 голосов при предварительном заочном голосовании), а на XI МБК (1969) всего 226, в том числе упомянутое правило образования названий семейств и правило написания видового эпитета со строчной буквы (Stafleu, 1970б). На IX—X МБК продолжалось также обсуждение номенклатурных правил для культурных растений.

На заседании номенклатурной секции сиэтлского конгресса (1969) было решено, что для принятия какого-либо изменения кодекса необходимо большинство в 60%. Большинством (188 голосов против 114) было узаконено образование названий семейств и таксонов более высокого ранга непосредственно от именительного падежа, а не от неявной основы родительного падежа. Тенденция к чрезмерной стабилизации названий, как отмечает Стафле (Stafleu, 1970b : 37), очевидно, исчерпала себя на предыдущих МБК, так что предложения по дальнейшему предотвращению переименований путем введения списков nomina specifica conservanda и соответственно rejicienda не встретили поддержки (даже той ограниченной, которую они имели, например на VI МБК, когда большинством голосов — 208 против 61, была отвергнута идея составления списка nomina specifica conservanda для деревьев и культурных растений). Некоторые изменения были внесены и в Кодекс номенклатуры для культурных растений (первоначальный его вариант был дан не МБК, а Международной садоводческой конференцией в Лондоне в 1930 году; последующие издания кодексов номенклатуры для культурных растений разрабатывались в тесном контакте и координации с МБК). В частности, было введено понятие класса культиваров как таксономической единицы, в пределах которой название культивара не может быть повторено, а также правило создания имен межродовых гибридов (ст. 16) (Gilmour, 1969). Хотя обсуждавшийся на VIII МБК вопрос о применении принципов приоритета и типификации к таксонам рангом выше порядка на IX МБК (Монреаль, 1959) был решен в отрицательном смысле, однако позднее вновь стали обсуждаться доводы о необходимости создания хотя бы относительного единообразия и в этой сфере. На XI МБК была создана специальная комиссия (в составе Т. Кристенсена, И. А. Линчевского, Л. Хольма, Й. Шопфа и П. Сильвы под председательством А. Кронквиста) для выработки формулировок решения этого вопроса.

Основной документ XI МБК — новый номенклатурный кодекс, был опубликован под редакцией Ф. Стафле в Утрехте в 1972 году и затем переведен И. А. Линчевским на русский язык (Международный кодекс. . ., 1974). В этом же издании (стр. 7—11) дана справка о предшествовавших русских переводах Международных кодексов ботанической номенклатуры и особенностях Сиэтлского кодекса (по сравнению с предыдущими).

К настоящему времени Международные ботанические конгрессы стали регулярной и необходимой формой общения ученых и координации ботанических исследований. Их сложившаяся структура является результатом более чем вековых попыток оптимальной организации научного общения. В течение всего периода существования конгрессов их задачи, результаты, тематика не оставались неизменными, но отражали особенности соответствующего этапа развития науки. В то же время некоторые основные цели и проблемы ботанических конгрессов прослеживаются на протяжении всей их истории, изучение которой чрезвычайно полезно для понимания современных номенклатурных и других документов международных съездов ботаников.

Подобно тому, как на рубеже XIX и XX веков наряду с общеботаническими появились отраслевые конгрессы, так теперь все большее место занимают симпозиумы по все более частным проблемам, например состоявшиеся в последние годы международные симпозиумы по изучению биологии и использованию дикорастущих кустарников по флоре и растительности Балкан или по проблеме средиземноморско-среднеевропейских флористических связей. Однако это отнюдь не означает, что отраслевые (микологические, фитогеографические и т. п.) или общеботанические конгрессы изжили себя. Необходимо сочетание различных организационных форм. В этом отношении мы можем присоединиться к словам Ф. Стафле (Stafleu, 1970а : 19); «Надо постараться сохранить крупные и общеботанические конгрессы, с шестилетними интервалами между ними, как выражение единства ботаники и как место для междисциплинарных контактов».

В июне—июле 1975 года в Ленинграде состоялся XII Международный ботанический конгресс. Результатам этого конгресса будут посвящены специальные публикации в «Ботаническом журнале».

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. (1956). В тропической Африке. Записки ботаника. — Бобров Е. Г. (1958). Описательный метод Линнея, «Species plantarum» и современная номенклатура растений. В кн.: Карл Линней. Сб. статей. — Кронквист А. Г., А. Л. Тахтаджян, В. Циммерман. (1966). Высшие таксоны Embryobionta. Бот. ж., 51, 5. — Куприянова Л. А. (1955). О работе палинологической секции IX Международного ботанического конгресса. Бот. ж., 43, 3. — Куприянова Л. А. (1960). О работе палеоботанической секции IX Международного ботанического конгресса. Бот. ж., 45, 8. — Курсанов А. Л. (1956). По Франции и Западной Африке. — Лавренко Е. М. (1954). VIII Международный ботанический конгресс (общие сведения). Бот. ж., 39, 6. — Лавренко Е. М. (1955). Обзор французских геоботанических карт, показанных на VIII Международном ботаническом конгрессе в Париже. Бот. ж., 40, 1. — Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XI Международным ботаническим конгрессом, Сиэтл, август 1969 г. (1974). — Поддубная-Арнольди В. А., М. С. Яковлев. (1960). Работы секции морфологии и анатомии IX Международного ботанического конгресса. Бот. ж., 45, 3. — Проханов Я. И. (1957). Новое в международных правилах ботанической номенклатуры — изменения и дополнения, принятые в Стокгольме в 1950 г. Бот. ж., 37, 2. — Прошкина-Лавренко А. И. (1955). Альгология на VIII Международном ботаническом конгрессе в Париже. Бот. ж., 40, 2. — Работнов Т. А. (1965). Вопросы фитоценологии на X Международном ботаническом конгрессе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 2. — Серебряков И. Г. (1955). Вопросы фитоморфологии на VIII Международном ботаническом конгрессе в Париже (июль 1954 г.). Бот. ж., 40, 4. — Сочава В. Б. (1960). Что обсуждалось по вопросам картографии, географии и классификации растительности на IX Международном ботаническом конгрессе. Бот. ж., 45, 9. — Тутаюк В. Х. (1961). Вопросы морфологии цветка на IX Международном ботаническом конгрессе. Бот. ж., 46, 2.—

Фишер фон-Вальдгейм А. А. (1886). Международный конгресс ботаники и садоводства и всемирная выставка садоводства в Антверпене.— Шенников А. П. (1956). Фитоценология на VIII Международном ботаническом конгрессе. Бот. ж., 41, 1. — Baldwin W. (1962). Report on botanical excursion to the boreal forest region in Northern Quebec and Ontario. — Briquet J. (1905). Texte synoptique des documents destinès à servir de base aux débats du Congrès international de nomenclature botanique de Vienne, 1905. — Bulletin du Congrès international de botanique et d'horticulture, réuni à St.-Pétersbourg le 5—15 Mai 1884. (1885). — De Candolle Alph. (1867). Lois de la nomenclature botanique, texte pour servir de base aux discussions du Congrès international de botanique siégeant à Paris. — De Candolle Alph. (1883). Nouvelles remarques sur la nomenclature botanique. — De Candolle Aug. P. (1813). Théorie élémentaire de botanique. — Esser K., J. Raper (ed.). (1965). Incompatibility in *Fungi*. A symposium held at the X Int. Congress of botany at Edinburgh, August 1964. — Flahault Ch., C. Schröder (Herausgeb.). (1910). Phytogeographishe Nomenklatur. — Fournier E. (ed.). (1867). Actes du Congrès international de botanique tenu à Paris en Août 1867. — Fries R. E. (1950). A short history of botany in Sweden. — Gilmour J. S. L. (ed.). (1969). International code of nomenclature of cultivated plants. — Huxley J. (1918). Life and letters of sir Joseph Dalton Hooker. — International rules of botanical nomenclature, adopted by the Int. bot. Congresses of Vienna, 1905, and Brussels, 1910, revised by the Int. bot. Congr. of Cambridge, 1930. (1935). — Kuntze O. (1891—1893). Revisio generum plantarum secundum leges nomenclaturae internationales. — Kuntze O. (1893). Die Bewegung in der botanischen Nomenklatur von Ende 1891 bis Mai 1893. Bot. Cblt., 54, 25/26. — Lawrence G. H. M. (1969). Catalogue: a selection of 20th century botanical art and illustration, presented at XI Int. Bot. Congress, August 1969. — Perrot E. (ed.). (1900). Actes du I Congrès International de Botanique, tenu à Paris à l'occasion de l'exposition universelle de 1900. Lons-le-Saunier. — Regel E. (Red.) (1870). Bulletin du Congrès International de Botanique et d' horticulture de St.-Pétersbourg. . . 1869. — Rübel E. (1928). The present state of geobotanical research in Switzerland. Beiblatt Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 4. — Sarton G. (1952). A guide to the history of science. — Sauvage Ch. (1956). Compte rendu floristique de l'excursion marocaine du VIII Congrès International de Botanique (14 Juin—24 Juin 1954). — Sirks M. J. (1935). Botany in the Netherlands. — Smith A. C. (1950). The Seventh International Botanical Congress. Science, 112, 2911. — Stafleu F. A. (1970a). A century of botanical congresses. Proc. 11th Int. Bot. Congr. — Stafleu F. A. (1970б). Nomenclature at Seattle. Taxon, 20, 1. — Stafleu F. A. (1971). Fifty years of international biology. Taxon, 20, 1. — Thompson W. P. (1960). Canadian botany: an appraisal. Proc. IX Int. Bot. Congr., 3. — Verdoorn F. (1953). The International Botanical Congresses. Their history and aims. Proc. VII Int. Bot. Congr. — Virville A. (1954). Histoire de la botanique en France. — Wit H. (1950). The changes in the International rules of botanical nomenclature made by the VII Int. Bot. Congress at Stockholm.

Институт истории
естествознания и техники
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 27 II 1974.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 (084.4) 576.3 : 005 : 581.9 (497.6)

Askell Löve and **Doris Löve.** Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora. 3301 Lehre, Cramer, 1974: I—XX, 1—1241. (**Аскел Лёве** и **Дорис Лёве.** Цитотаксономический атлас флоры Словении, 1974).

M. E. KIRPICZNIKOV AND D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

В течение 35 лет, начиная с 1940 г., супруги Аскел и Дорис Лёве много и успешно занимаются цитотаксономией. Успеху их исследований способствует то обстоятельство, что они являются и высококвалифицированными цитологами, и не менее подготовленными и опытными систематиками. В числе многих десятков хорошо известных работ по цитотаксономии, опубликованных четой Лёве, имеется обширная сводка по хромосомным числам растений Центральной и Северо-Западной Европы, напечатанная в 1961 г.[1] и до сих пор сохраняющая свое важное значение. Не менее значительны результаты исследований супругов Лёве по систематике ряда таксонов и по флорам отдельных регионов. Ими было установлено (и хорошо мотивировано) выделение значительного числа новых таксонов от внутривидовых до семейств включительно (например, роды *Favargera*, *Gentianoides*, *Vermeulenia* и др., сем. *Thalictraceae*, *Coptaceae* и *Saniculaceae* [2]).

Приступая к характеристике рецензируемого труда, надо прежде всего сказать о том, что сводки (атласы), посвященные хромосомным числам, могут быть разделены на два хорошо очерченных типа (об этом делении говорится в самом начале авторского предисловия).

К первому, более традиционному, относятся сводки библиографического характера, представляющие собой каталоги хромосомных чисел, опубликованных в литературных источниках, без критического анализа их достоверности как с точки зрения цитологии, так и в номенклатурном отношении. Составители таких атласов приводят те названия растений, которые принимались цитируемыми авторами, не внося никаких корректив. Поэтому данные об одном и том же таксоне попадают в разные места сводки. Эти сводки служат исследователям прежде всего источником библиографической информации о предшествующих публикациях. Естественно, что только так могут поступать, в частности, составители сводок мирового масштаба (упомянем, например, оба атласа С. Дарлингтона и «Хромосомные числа цветковых растений» под редакцией Ан. А. Федорова), поскольку в этих случаях критический пересмотр всего литературного материала физически невозможен.

Ко второму типу относятся сводки, посвященные цитотаксономии региональных флор или определенных таксонов различного ранга, при составлении которых цитологические исследования совмещаются с таксономическими, а литературные данные подвергаются критическому анализу. Специальное внимание уделяется получению сведений о числах хромосом у тех таксонов, для которых они ранее отсутствовали.

Рецензируемая книга служит образцом атласа чисел хромосом второго типа. Она возникла в результате ревизии флоры сосудистых растений целой, богатой видами и интересной во флористическом отношении страны, какой является Социалистическая Республика Словения (северо-западная часть Социалистической Федеративной Республики Югославии); эта ревизия произведена одновременно с единых позиций в отношении объема таксонов, с учетом как последних достижений систематики (включая требования номенклатуры), так и всех имеющихся данных по цитологии. В итоге мировая ботаническая литература обогатилась выполненным на вполне современном уровне критическим конспектом флоры Словении, поданным правда, в несколько необычной форме. Поскольку большинство видов словенской флоры встречается и за пределами этой страны, составленный с большой тщательностью конспект таксонов этой флоры имеет общеевропейское значение.

Своеобразие формы атласа объясняется и тем, что сводка составлена на основе созданного авторами банка информации о хромосомных числах, заложенного в компьютеры. И нужно отметить, что применение современной электронной техники для целей цитотаксономии оказалось весьма удачным. Для машин, установленных в Колорадском университете в Боулдере, Дорис Лёве подготовила 80 000 (!) компьютерных карт, которые были соответствующим образом запрограммированы.

---

[1] A. Löve and D. Löve. Chromosome numbers of Central and North-West-European plant species. Lund, 1961 : 1—581 (Opera Botanica, 5).

[2] Валидно опубликованы в 1974 г. в чешском журнале «Preslia».

Авторы высказывают «утопическую мечту» (как они сами говорят) о создании мирового банка информации о всей сумме цитотаксономических сведений, накопленных в литературе, которые, таким образом, стали бы легко доступными для всех исследователей.

Книга открывается кратким введением. В нем наибольший интерес представляет точка зрения авторов на внутривидовые и надвидовые таксоны. Остановимся на их оценке разновидности и подвида. Разновидностью считаются близкородственные и «интерфертильные» популяции, морфологически лишь незначительно отличающиеся от вида, к которому они принадлежат; разновидности занимают узкий ареал, не всегда географически изолированный. Разновидности включаются в подвиды, имеющие более широкий ареал, полностью или частично изолированный географически и экологически. Как разновидности, так и подвиды способны к скрещиванию друг с другом без потери фертильности. Для апомиктических популяций, более или менее полно утративших половой процесс, принята терминология, предложенная А. Лёве в 1960 г. (агамная разновидность — agamovarietas и агамный вид — agamospecies). Вид со всеми его внутривидовыми таксонами отличается от другого вида неспособностью к скрещиванию с ним благодаря внутренним генетическим барьерам.

Эта (здесь лишь вкратце изложенная) точка зрения авторов на вид и разновидность, равно как и мотивированный ими подход к подроду и роду, не является ни бесспорной, ни общепринятой. Но важно отметить, что она послужила авторам критерием для оценки флоры целой страны; в соответствии с этим критерием все принятые ранги имеют свой особый единый уровень (например, подвид одного вида оценен точно так же, как подвид другого вида).

Номенклатурная сторона книги стоит на должной высоте. Кроме принятых названий, приведены и главнейшие синонимы. Однако объем таксонов не бесспорен. Роды, в соответствии с концепцией А. Лёве, понимаются в узких границах. Например, *Acetosa* и *Acetosella* отделены от *Rumex*; *Bistorta* и *Persicaria* от *Polygonum*; *Pilosella* от *Hieracium* и т. п. То же относится и к семействам, вследствие чего признаются *Asphodeliaceae*, *Colchicaceae*, *Cichoriaceae* и им подобные, с чем согласно лишь сравнительно немного систематиков. Тем более, что наряду с этим род *Celtis* оставлен в сем. *Ulmaceae*, хотя выделение сем. *Celtidaceae* гораздо более оправдано, чем отделение *Cichoriaceae* от остальных *Asteraceae*. Еще одно замечание: нет надобности менять линнеевские орфографические варианты типа *sylvestris* на *silvestris*.

В отношении цитотаксономии авторы придерживаются точки зрения, высказанной еще в 1900 г. Э. Вильсоном, а именно, что хороший вид характеризуется совершенно однозначно одним числом хромосом. Эта предпосылка исключает необходимость обязательного подсчета хромосом у особей из популяций, произрастающих на изучаемой территории. Если у исследователя нет сомнений в точности определения вида (или подвидового таксона), а имеющиеся в литературе цитологические данные, относящиеся к нему, достоверны, тогда нет необходимости производить повторные подсчеты. Если же для какого-то вида указываются несколько хромосомных чисел, это свидетельствует о наличии ошибок или при определении растений или при подсчете хромосом. Цитотаксономист поэтому должен начинать свою научную работу с основательной подготовки в области классической систематики, а его усилия в начале работы над какой-нибудь флорой должны быть направлены на получение цитологической характеристики тех видов, по которым нет сведений совсем, или тех, сведения о которых противоречивы и требуют пересмотра. Кстати, после исследований супругов Лёве неизученных в цитотаксономическом отношении видов в словенской флоре осталось всего около 140. К сожалению, не сообщается общее число видов, охваченных рецензируемым атласом.

Основной текст атласа воспроизведен офсетным методом с машинописного оригинала, полученного с компьютера. Материал расположен по системе А. Энглера, лишь слегка видоизмененной. После каждого родового названия указывается основное число хромосом (x) для рода. После видового названия приводится диплоидное число (2n) и дается характеристика географического распространения вида в пределах Словении (в соответствии с помещенной на стр. XV схематической картой ботанико-географических районов). Затем следуют ссылки на литературные источники, содержащие минимум сведений — диплоидное число, указываемое в данной работе, фамилия автора и в необходимых случаях (при наличии однофамильцев) его инициалы, год публикации. В правой стороне каждой страницы помещено несколько колонок цифр, рассчитанных на работу с компьютером и в то же время облегчающих пользование книгой. Там же дается общая характеристика таксона с выделением следующих групп: диплоид, полиплоид, диплоид—полиплоид одновременно, агамоспермный, гибридный, данные сомнительны, сведений нет совсем.

На страницах 797—1223 воспроизведен (также с компьютерного машинописного оригинала) список использованных источников, насчитывающий около 5000 названий, что составляет, по мнению авторов, примерно $^2/_3$ всех работ по цитотаксономии сосудистых растений мировой флоры. Записи расположены в алфавите авторов, а публикации одного автора — в хронологическом порядке. Библиографические описания очень четкие и достаточно полные. Сокращения названий периодических и серийных изданий приняты в соответствии с рекомендациями сводки «Botanico-Periodicum-Huntianum», изданной Хантовской ботанической библиотекой в 1968 г. Весь текст, напечатанный кириллицей или другими нелатинскими алфавитами, транслитерирован на латинский. Приятно отметить, что советская цитотаксономическая литература представлена очень хорошо. Авторы, один из которых (Дорис Лёве) знает русский язык, с большой ответственностью отнеслись к решению этой задачи, очень трудной для многих иностранных ученых. Находить в этом списке литературные цитаты по ссылкам, помещенным в основном тексте, очень легко.

Книга снабжена вспомогательным алфавитным указателем родовых названий (стр. 1225—1241), отсылающим к тем числам основного текста, которые располагаются в правой части страниц (о них была речь выше). Нахождение соответствующих мест осуществляется очень быстро.

Под конец следует подчеркнуть, что необычная полиграфическая форма атласа, при первом знакомстве могущая отпугнуть читателя, на самом деле не представляет никаких трудностей. Для её освоения потребуется максимум один час, после чего она делается совершенно ясной и доступной для любого ботаника.

В целом огромная по масштабу, затраченному труду и времени работа А. Лёве и Д. Лёве заслуживает самой высокой оценки. Их книга в большой мере новое слово, предвестник многих подобных важных работ в будущем, — работ, в которых достижения электронной техники будут использованы для решения комплексных задач систематики, что в свою очередь возможно лишь с привлечением всех данных цитогенетики.

М. Э. Кирпичников, Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 25 I 1975.

УДК 019.941 : 002.01 : 577.42 : 577

Temperature and life. H. Precht, J. Christophersen, H. Hensel and W. Larcher. With contributions by K. Brück, D. M. Gates, B. Havsteen, U. Heber, J. L. Ingraham, H.-D. Jankowsky, H. Laudien, K. Napp-Zinn, A. Pisek, P. Raths, K. A. Santarius, A. Vegis. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1973: 1—779. (Температура и жизнь. Г. Прехт, Е. Христоферсен, Г. Хензель, В. Лархер и др., 1973).

V. Ya. ALEXANDROV, A. G. LOMAGIN. (A REVIEW)

В 1955 г. на немецком языке вышла сводка Прехта, Христоферсена и Хензеля, озаглавленная «Температура и жизнь». Рецензируемая книга представляет собой переработанный вариант той же сводки, которую, однако, нельзя назвать вторым изданием, поскольку к работе над ней было привлечено много новых авторов. В написании настоящего руководства приняли участие два микробиолога, семь ботаников, три зоофизиолога, один биохимик и три специалиста по физиологии человека. Объем этой книги увеличился примерно вдвое, издана она на этот раз на английском языке.

Несмотря на большое количество проблем, затронутых в данной сводке, основной ее темой является адаптация организмов к изменяющейся температуре в самом широком смысле этого слова. Книга делится на две большие секции: пойкилотермные и гомеотермные организмы. Открывается она разделом «Микроорганизмы», главой «Основные аспекты влияния температуры на микроорганизмы» (J. Christophersen). Эта глава начинается с данных о влиянии температуры на рост и размножение микроорганизмов. Далее описываются закономерности гибели микроорганизмов при высокой температуре. Здесь подробно рассмотрены факторы, влияющие на теплоустойчивость бактерий, способность их адаптироваться к высокой температуре, а также репарация теплового повреждения. Общие черты адаптивных реакций микроорганизмов при изменении температуры рассмотрены в специальном разделе данной главы. В этой же главе обсуждаются разные аспекты холодоустойчивости микроорганизмов. Завершается глава данными о термофильных микроорганизмах и о влиянии высокой температуры на споры бактерий. 2-я глава раздела «Микроорганизмы» (J. L. Ingraham) посвящена генетической регуляции температурных реакций у микроорганизмов. В ней, в частности, обсуждаются данные о генетической детерминации стабильности белков при высоких температурах, о мутациях, сужающих и расширяющих температурные границы роста, о биохимических основах холодоустойчивости и о непосредственном действии температуры на нуклеиновые кислоты. Список литературы к разделу «Микроорганизмы» содержит более 350 названий, цитируются работы, опубликованные до 1971 г. включительно.

Большой раздел сводки посвящен растениям. 1-я глава этого раздела описывает связь между температурой растений и бюджетом энергии (D. M. Gates). Здесь рассматриваются вопросы солнечной радиации, конвекционного теплообмена, транспирации и математического выражения энергетического бюджета. Во 2-й главе, написанной группой известных специалистов (A. Pisek, W. Larcher, A. Vegis and K. Napp-Zinn), идет речь о влиянии температуры, не выходящей за пределы нормы, на различные физиологические процессы у растений. При этом обсуждаются: температурная зависимость фотосинтеза и дыхания, влияние температуры на перемещение углеводов в растении, температурная зависимость водного баланса, влияние температуры на минеральное питание. Большое место уделено влиянию температуры на рост и развитие растений. Здесь, в частности, приводятся данные о действии температуры на созревание и покой почек и семян, а также на рост и развитие различных луковичных растений, о температурных параметрах процесса яровизации и другие. 3-я глава раздела «Растения» содержит материал о влиянии предельных температур на жизненные функции растений и растительных клеток. Данная глава, написанная учеными, активно работающими в этой области (W. Larcher, U. Heber and K. A. Santarius), начинается с описания градуального прогрессивного повреждения растительных клеток, вызываемого температурным стрессом. Приводятся данные, существенная часть которых взята из работ советских авторов, о повреждающем действии предельных температур на движение протоплазмы, на дыхание и фотосинтез. Далее здесь рассматривается особый вид температурной устойчивости, известный под термином «устойчивость путем избегания» или просто «избегание» (avoidance). Естественно, много внимания уделено тепло- и морозоустойчивости растений. Обсуждаются влияние фаз развития растений и их возраста, сезонные изменения температурной чувствительности, различия в устойчивости между видами и разновидностями, а также между разными органами и тканями и ряд других вопросов. Затем авторы останавливаются на данных о предельных границах температурной устойчивости растений, обсуждают механизмы повреждения растительных клеток высокой и низкой температурой, рассматривают защитные возможности клеток, в том числе холодовую и тепловую закалки. Список литературы к разделу «Растения» содержит более 1400 названий работ, опубликованных до 1971 г. включительно.

Третий большой раздел первой секции посвящен влиянию температуры на пойкилотермных животных. В 1-й главе говорится о зависимости между температурой тела и температурой внешней среды (H.-D. Jankowsky). Глава делится на две части; в первой идет речь о регуляции температуры тела у беспозвоночных, во второй — у позвоночных пойкилотермных животных.

2-я глава рассматривает функционирование пойкилотермных животных при изменении температуры в пределах нормальной температурной зоны (H. Precht, H. Laudien and B. Havsteen). Обсуждаются вопросы непосредственных реакций на изменение температуры, затрагиваются проблемы регуляторных механизмов, всесторонне рассматриваются акклимация, акклиматизация и адаптация, приводятся данные о влиянии температуры на рост и развитие. Кроме того, описываются морфологические последствия изменения температуры среды.

В 3-й главе (H. Precht) говорится о предельных температурах осуществления жизненных реакций у пойкилотермных животных, а также рассматриваются две основные формы адаптации к температуре: генетическая и негенетическая. Наконец, в последней, 4-й главе раздела «Животные» идет речь о влиянии температуры на поведение пойкилотермных животных (H. Laudien). Список литературы к разделу «Животные» содержит около 1600 названий.

В секции «Гомеотермные организмы» (H. Hensel, K. Brück and P. Raths) охвачен широкий круг проблем температурной физиологии гомеотермных животных и человека. Как и следовало ожидать, много внимания уделено вопросам терморегуляции. Обсуждаются также закономерности адаптации животных и человека к холоду и жаре, приводятся данные о предельных температурах жизни, о влиянии температуры на развитие, о температурной зависимости спячки у животных. Завершает эту секцию, как и всю книгу, глава о взаимосвязи между температурой среды и географическим распространением гомеотермных организмов. Список литературы к секции «Гомеотермные организмы» включает более 1400 названий.

Сводка весьма удобна для читателя. Помимо очень подробного оглавления, в котором главы, как правило, разбиты на подглавы, параграфы и подпараграфы, имеется тщательно составленный предметный указатель. Книга, несомненно, является ценным пособием для биологов различных направлений, интересующихся действием температуры на живые организмы.

В. Я. Александров, А. Г. Ломагин.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 31 I 1975.

УДК 019.941 : 577.1 : 576.3 : 58 : 576.3/.4

Biochemische Cytologie der Pflanzenzelle. Ein Praktikum. Georg Thieme Verlag Stuttgart. Herausgegeben von Günter Jacobi, 1974 : 1—197, Abb. 45. (**Биохимическая цитология растительной клетки.** Практикум, 1974).

I. G. ZAWADSKAJA. (A REVIEW)

В последние годы все больше возрастает интерес к проблемам биохимии растительной клетки. Одной из причин этого можно считать появление новой области биологии — цитоэкологии, изучающей влияние условий внешней среды на растительную клетку и адаптацию к ним растений на клеточном уровне. В связи с этим возникла потребность в поисках механизмов, лежащих в основе клеточной адаптации. Для понимания этих механизмов необходимы исследования структурных, функциональных и биохимических изменений клеток в экстремальных условиях существования организма.

Применение электронной микроскопии к растительным объектам открыло возможность для детального изучения биохимической топографии клеток и уяснения роли органелл в определенных биохимических процессах. Однако электронная микроскопия, так же как и обычные цитохимические методы, улавливает лишь одно из многочисленных звеньев того или иного процесса. Кроме того, исследователь имеет дело с фиксированным материалом. Поэтому цитофизиологи и цитоэкологи отдают предпочтение методам динамической биохимии, наблюдая за функциональной активностью органелл вне клетки. Для такого рода исследований необходимы специальные тонкие методы. Руководство по биохимии растительной клетки, отвечающее требованиям современной науки, до сих пор не было опубликовано. Между тем специалист, занимающийся углубленной разработкой того или иного направления клеточной физиологии и биохимии, и начинающий исследователь ощущают настоятельную необходимость в руководстве, охватывающем основные методы работы в области биохимии растительной клетки. Такого рода руководством и является рецензируемая книга.

В составлении этой книги участвовало 11 авторов. Каждый из них в течение многих лет работает в области биохимии. Свой богатый экспериментальный опыт они щедро передают читателям, выделяя основные моменты, наиболее сложные в каждой из описываемых методик. В книге блестяще решена задача синтеза морфологических, биохимических и функциональных подходов к изучению клеточных органелл. Материал удачно сгруппирован в 9 главах. Каждая из них предваряется изложением современных представлений о морфологии и функции соответствующего органоида. Обращается внимание на технические особенности в работе с данным органоидом. Все главы снабжены обширным списком цитированной методической литературы.

1-я глава посвящена общим принципам фракционирования и особенностям изоляции органелл из растительных клеток.

Во 2-й главе дано описание методов выделения ядер, ядрышек, растительного хроматина и ядерных мембран.

В 3-й главе рассматриваются методы изоляции рибосом и растворимой фракции белков, способов их очистки и определения жизнеспособности рибосом. Приводится список ингибиторов и механизм их действия на ферменты.

4-я глава посвящена методам выделения хлоропластов и оценки их жизнеспособности. Приведены методы определения световой фиксации CO_2, реакции фотофосфорилирования, способы выделения хлорофилла. В этой главе имеется электронно-микроскопическое изображение хлоропласта, а также наглядная схема фотосинтетических реакций и путей метаболизма фиксированного углерода.

В 5-й главе описаны методы изоляции митохондрий, определения их жизнеспособности, окислительного фосфорилирования и др. Заканчивается глава описанием методов электронной микроскопии митохондрий.

Остальные главы включают методы работы с микротелами типа глиоксисом, пероксисом, с аппаратом Гольджи, лизосомами, сферосомами и вакуолями. Авторы дают представление о строении этих органоидов и их функциональном значении в растительной клетке, описывают методы их изоляции, очистки и определения активности. Одна из глав посвящена плазматическим мембранам, способам их изоляции из гомогената. Материал этих глав представляет особую ценность, так как описаний методов работы с этими органоидами очень мало, а в отечественной литературе их совсем нет.

Книга представляет собой хорошее методическое руководство, полезное для всех работающих в области цитофизиологии и биохимии растительной клетки. Большим достоинством ее является современный научный уровень, наличие сведений о новых методах и приемах в работе с органоидами растительной клетки, представляющих известные трудности. Эту книгу желательно перевести на русский язык.

И. Г. Завадская

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 24 XII 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 576.1 : 58

Evolution in plants. Ed. G. Vida. Budapest, Akadémiai Kiadó, 1972 : 1—231 (Symposia Biologica Hungarica). (**Эволюция растений.** Ред. Г. Вида, 1972).

A. E. BOBROV. (A REVIEW)

24 статьи сборника «Эволюция растений» представляют доклады, прочитанные на симпозиуме с тем же названием, который проводился Институтом биологии Венгерской Академии наук на озере Балатон с 2 по 4 IX 1970 и был посвящен памяти известного генетика Барна Дьорфи.

65 участников из 15 стран (Австрия, Англия, Болгария, Венгрия, Дания, Индия, Канада, Нидерланды, Румыния, СССР, США, Франция, ФРГ, Швейцария, Югославия) сделали доклады или приняли участие в обсуждениях, которые проводились под председательством Валентайна (D. H. Valentine), Гранта (W. F. Grant), Хокса (I. G. Hawkes), Сирса (E. R. Sears), Эрендорфера (F. E. Ehrendorfer) и Бохера (T. W. Bocher).

Во время симпозиума и после него состоялись экскурсии для ознакомления с растительностью окрестностей озера Балатон и возвышенности Вертан.

Тематика докладов была чрезвычайно разнообразной — от эволюции растительных таксонов высокого ранга (Эрендорфер) до типа изменчивости у *Clinopodium vulgare* (Бохер). Доклады можно подразделить на следующие группы.

I группа — общие вопросы эволюции. К ней относятся доклады Гранта «Пестициды как активаторы эволюции», Вальдерона (G. Valdeyron) «О становлении половых систем и несовместимости у высших растений и их эволюционное значение», Шваница (F. Schwanitz, ФРГ) «О значении внехромосомной наследственности для эволюции».

II группа — биосистематические исследования отдельных таксонов европейской флоры и культурных растений. К ним принадлежит большинство докладов симпозиума: Вида (G. Vida) «Цитотаксономия и анализ геномов европейских папоротников», Хокс «Эволюционные взаимоотношения диких клубненосных видов *Solanum*», Лелей (S. Lelley) «Связь между эволюцией рода *Triticum*, неолитической революцией и древними культурами Малой Азии», Юхели (S. Ujhelyi) «Эволюционные проблемы европейских видов *Koeleria*», Гаделла (Th. W. J. Gadella) «Цитологические и гибридизационные исследования рода *Symphytum*», Хошу (T. N. Khosoo) «Эволюция садовых канн», Сирса (E. R. Sears) «Природа мутаций у гексаплоидной пшеницы», Вида, Паж, Уолкер, Рейхштейн (G. Vida, C. N. Page, T. G. Walker, T. Reichstein) «Цитология рода *Cheilanthes* в Европе и на Канарских островах», Бакшай (L. Baksay) «Биосистематика *Dianthus plumarius* L. sensu lato в Венгрии», Горянски, Янко и Вида (A. Horansky, B. Janko, G. Vida) «Проблемы биосистематических исследований венгерских представителей *Festuca ovina* sensu lato», Хокс (I. G. Hawkes) «Эволюция культурного картофеля *Solanum tuberosum*».

III группа — географические аспекты видообразования и интрогрессивная гибридизация. К этой группе мы относим доклады Валентайна (D. H. Valentine) «Типы географического распространения видов европейской флоры», Е. Г. Боброва «Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea*» и отчасти Хокса «Эволюционные взаимоотношения диких клубненосных видов *Solanum*».

IV группа. Сюда можно отнести доклады на наиболее общие темы, такие как Штефуряка (T. I. Stefureac) «Некоторые соображения о развитии и филогении зеленых водорослей и их значение для общей системы растений» и уже упомянутый обзорный доклад Эрендорфера «Замечания об эволюции таксонов высокого ранга».

V группа — доклады, посвященные различным частным проблемам, не входящим в предыдущие группы. К ней относятся доклады: Викери (R. K. Vickery) «Уровень климатической толерантности как показатель эволюционного потенциала у *Mimulus* (*Scrophulariaceae*)», Смит, Хамил, Вивер, Томпсон (H. H. Smith, D. E. Hamill, E. A. Weaver, K. H. Thompson) «Мультимолекулярные формы пероксидаз и эстераз у амфидиплоидов и видов *Nicotiana*», Коши, Грант, Бриттайн (T. K. Koshy, W. F. Grant, W. H. Brittain) «Нумерическая хемотаксономия комплекса *Betula coerulea*», Льюис и Блум (H. Lewis, W. L. Bloom) «Исчезновение вида при нарушении хромосомного барьера».

Изложим вкратце содержание, по нашему мнению, наиболее интересных сообщений.

Статья Гранта о пестицидах посвящена действию инсектицидов и гербицидов на генетический аппарат растений. Отмечается элиминирующее действие пестицидов на отдельные виды из-за крайней чувствительности последних, а также увеличение резистентности других видов наряду с появлением у растений морфологических изменений, могущих иметь систематическое значение. Отсюда очевидна и роль пестицидов в изменении доминант растительных сообществ. Так, применявшиеся во Вьетнаме дефолианты 2,4-Д и 2,4,5-Т привели к тому, что бамбук стал доминировать в ряде растительных сообществ, подвергнувшихся действию этих пестицидов.

Что касается действия пестицидов на генетический аппарат, то оно не однозначно в различных группах растений. Некоторые пестициды являются несомненными мутагенами, тогда как другие вызывают появление новых клонов, третьи, типа карбаматов или же фосфорорганических соединений, влияют на расхождение хромосом в анафазе, что при дальнейшей гибридизации ведет к удвоению хромосом и в конечном счете к образованию новых форм.

Сообщения, относимые нами ко второй, наиболее многочисленной группе, лучше знакомы отечественным ботаникам, так как исследования этого типа проводятся и в СССР, в частности в Ленинграде в Ботаническом институте АН СССР организованной А. Л. Тахтаджяном группой биосистематики.

Доклад Габора Виды, секретаря организационного комитета симпозиума и редактора сборника его докладов, интересен в методологическом отношении. Ученик одного из творцов биосистематики, английского цитолога Ирен Мантон, Вида подробно осветил этапы исследования геномов папоротников. Так как эти этапы едины для всех высших растений, то целесообразно изложить их здесь. После подбора видов определенной систематической группы (секция, род) исследователь делает препараты, регистрирует числа хромосом и особенности мейоза у данной группы (конъюгация, наличие мультивалентов, вторичные перетяжки). Затем проводится тест на ауто- и аллополиплоидию, выявляется предковый таксон посредством синтеза гибридов и ресинтезируется современный таксон путем скрещивания предполагаемых предков. Заключительным этапом исследования является скрещивание синтетических и естественных полиплоидов для выяснения степени фертильности полученных форм.

Из 86 видов европейских папоротников (Flora Europaea, 1964) 43 вида являются полиплоидами различных степеней. Докладчик отметил, что аллополиплоиды чаще имеют более высокий ранг (вид, подвид), чем аутополиплоиды. По мнению Вида, аллополиплоиды не обнаруживают каких-либо закономерностей в географическом распространении видов. Они нередко являются апоэндемиками (C. Favarger et J. Contandriopoulos. Essai sur l'endemisme. Bull. Soc. Bot. Suisse, 71, 1961) или приурочены к определенному местообитанию, как например *Asplenium adulterinum*, встречающийся лишь на серпентинах.

Из докладов третьей группы мы рассмотрим сообщения Валентайна (Англия) и Е. Г. Боброва (СССР). Доклад Валентайна «Типы географического распространения видов европейской флоры» представляет критическое приложение теории Виллиса «Возраст и ареал» к обработкам *Salix*, *Cerastium*, *Silene*, *Arenaria* и *Alchemilla*. Им отмечен процент эндемизма в этих родах и установлены центры видообразования по преобладанию эндемичных видов. Валентайн не отрицает возможности политопного возникновения аллополиплоидных видов, хотя большинство широко распространенных видов, по его мнению, имели лишь один центр происхождения и развились из одной популяции. Он полагает, что, кроме постепенного расселения видов, связанного с изменением климата, могли происходить и быстрые миграции на значительном расстоянии. При аллопатрической дифференциации широко распространенных видов могли образовываться подвиды, а иногда и виды.

Валентайн отмечает, что географическая изоляция у широко распространенных видов ведет к видообразованию, пример тому — викарные виды рода *Viola*. Нередко широко распространенные виды дают начало эндемикам в результате формирования локальных и экологических рас на относительно небольшой территории; по его мнению, в горах процесс видообразования идет путем формирования экотипов. Процесс видовой дифференциации в родах *Silene*, *Cerastium* и *Arenaria* связан с характером субстрата.

По Валентайну, изменение климата вызывает миграцию, изменчивость и нередко гибридизацию; затем следует период относительной стабилизации и становления видов.

В сообщении Е. Г. Боброва «Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr.» указывается на гибридизацию видов *Picea* с *Tsuga* и *Keteleeria* и при этом обращается внимание на сходство видов секции *Omorica* (представленной на Кавказе видом *Picea orientalis*) с *Tsuga mertensiana* по морфологии чешуй шишек. Далее приводятся сведения о гибридном смешении пар видов, произрастающих в эрратической зоне СССР. Термин «гибридное смешение видов» (Е. Г. Бобров, Советская ботаника, 2, 1944) и термин «интрогрессивная гибридизация» (Anderson, 1949) считаются синонимами, но Андерсон подчеркивает генетический аспект, а Бобров — систематический и ботанико-географический аспект этого явления. Обсуждается значение интрогрессивной гибридизации для эволюции и видообразования. Статья Боброва иллюстрирована картой, показывающей зоны интрогрессии 8 пар видов *Picea* из различных секций на территории Евразии и Северной Америки.

В докладе Эрендорфера «Заметки об эволюции крупных групп растений» были рассмотрены самые общие вопросы возникновения *Prokaryota*, их переход к автотрофному питанию и фотосинтезу. Наиболее важным событием в истории Земли было возникновение псилофитов от каких-то земноводных зеленых водорослей со сложным паренхиматическим слоевищем. Образование в процессе эволюции корневых волосков, кутикулы, эпидермы и устьиц, архегониев и антеридиев, спор, не подсыхающих благодаря наличию спорополленина в оболочках — все это обусловило приспособление псилофитов к наземной жизни. Под действием естественного отбора происходила дифференциация спорофитов на корни и побеги с листьями-филломами, тогда как более зависимые от влажности воздуха гаметофиты остались мало дифференцированными и стали более мелкими. Эрендорфер высказал предположение, что подобные преобразования спорофита и гаметофита шли параллельно у плауновых, хвощевых и папоротниковых.

Для всех этих групп характерна зависимость процесса оплодотворения от атмосферной влаги. Лишь *Spermatophyta*, у которых оплодотворение происходит на материнском растении, преодолели этот барьер. Очень близкие к этим воззрениям взгляды развивает А. Л. Тахтаджян в работах последних лет (1968, 1974).

Оценивая в целом этот содержательный и интересный симпозиум, нам хотелось бы высказать только одно замечание — его лучше было бы назвать иначе, так как большинство докладов было посвящено применению цитосистематического метода в исследовании отдельных групп высших растений.

Жаль, что отечественные ботаники, за исключением приславшего свой доклад Е. Г. Боброва, не приняли участия в этом симпозиуме.

А. Е. Бобров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 9 VIII 1974.

ХРОНИКА

УДК 006.3 : (012) 581.524.44

IV ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Z. V. KARAMYSHEVA, A. S. KARPENKO, K. A. MALINOVSKYI, Ya. P. ODINAK. IV ALL-UNION CONFERENCE ON THE CLASSIFICATION OF VEGETATION

С 15 по 17 октября 1974 г. в г. Львове проходило IV Всесоюзное совещание по классификации растительности, организованное Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и Львовским отделением Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.[1] Тема совещания: «Соотношение таксономических единиц классификации растительности и единиц геоботанического районирования».

В работе совещания приняло участие более 90 представителей 27 научных учреждений и вузов страны. Было заслушано 24 доклада и 2 сообщения. Тезисы опубликованы заранее, что способствовало успешной работе совещания.[2] По узловым вопросам развернулись оживленные прения.

Основным вопросом, который был выдвинут для обсуждения, был вопрос о соотношении между классификацией растительных сообществ и геоботаническим (ботанико-географическим) районированием. Эти проблемы, хотя и основываются на разных методических предпосылках, тесно взаимосвязаны, и их совместное рассмотрение должно, несомненно, способствовать успешному познанию географических закономерностей растительного покрова.

Большинство докладчиков и выступавших в прениях на совещании исходило из идеи о существовании некоторого соответствия между единицами районирования и классификации растительности, о чем говорили еще в 30-е годы А. П. Шенников, С. Я. Соколов и Б. Н. Городков. Как показали исследования, проведенные в последние годы, это соответствие является относительным и по-разному проявляется в разных природных районах.

Этому вопросу особое внимание уделила **З. В. Карамышева** на примере растительности степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. В Евразиатской степной области это соответствие проявляется довольно четко. Здесь ареалы некоторых таксономических единиц — формаций, классов и групп ассоциаций — часто маркируют рубежи районирования (что было показано также в докладе **И. Н. Сафроновой**). Но ареалы видов и классификационных единиц растительности не являются единственным критерием при ботанико-географическом районировании; необходима разработка и других флористических и фитоценотических критериев, значимых в пределах каждого природного региона. При этом следует учитывать особенности структуры растительного покрова: состав сообществ плакорных и неплакорных местообитаний, соотношения их площадей, набор основных зональных типов и эдафических вариантов растительности, а для регионов высоких уровней — и особенности флоры. Учет комплекса признаков — путь к объективизации процесса районирования.

В других природных регионах вопрос о связи единиц классификации и районирования решается сложнее. Это проиллюстрировано рядом докладчиков на материалах изучения разных геоботанических объектов: для тундр **С. А. Грибовой**, для лесов **М. А. Голубцом, Т. И. Исаченко** и **И. С. Ильиной**, для болот **Т. К. Юрковской** и **К. Ф. Хмелевым**, для растительности пойм **В. В. Липатовой.**

Однако не все участники совещания разделяли точку зрения о существовании соответствия между единицами районирования и классификации растительности. В докладах **Ю. Р. Шеляг-Сосонко** и **Т. Л. Андриенко, Л. В. Шумиловой**, в коллективном докладе **Д. И. Назимовой, Н. П. Поликарповой, Н. А. Короткова** и **Ю. С. Чередникова**, в некоторых выступлениях в прениях (Л. И. Милкина, Е. М. Фильрозе, Е. П. Смолоногов) прозвучало отрицание возможности установления такого соотношения.

---

[1] I Всесоюзное совещание по классификации растительности состоялось в Свердловске в конце 1959 г. Доклады опубликованы в сборнике «Вопросы классификации растительности» (Тр. Инст. биол. Уральск. фил. АН СССР, вып. 27, 1961); II совещание проходило в Ленинграде в 1967 г. Доклады опубликованы в сборнике «Методы выделения растительных ассоциаций» (Л., 1971); III совещание состоялось также в Ленинграде с 19 по 22 X 1971. Опубликован сборник: «Совещание по классификации растительности» (Тезисы докладов. Л., 1971).

[2] IV Всесоюзное совещание по классификации растительности (соотношение таксономических единиц классификации растительности и единиц геоботанического районирования). Тезисы докладов, 15—18 октября 1974 (Львов, 1974, стр. 1—90).

Одним из важных вопросов, поднятых на совещании, является выбор классификационных схем, дающих наибольшее количество сведений о составе и географических закономерностях растительного покрова. Этот вопрос был рассмотрен в докладах **М. П. Наткевичайте-Иванаускене, Ю. Ю. Страздайте** и **Д. Н. Сабурова**. На примере растительности Литвы два первых докладчика убедительно показали значимость для целей районирования таких таксономических единиц (ассоциаций), которые выделены на основе анализа хорологических групп видов. Сабуров отметил, что применение доминантно-детерминантной классификации (т. е. классификации, основывающейся не только на доминантных, но и на характерных видах) для районирования позволяет с наибольшей полнотой учесть географические и экологические связи растительности.

Несколько докладов было посвящено связи проблемы классификации растительности, картографирования и районирования растительного покрова. Так, **М. А. Голубцом** высказана мысль, что классификация, картографирование и районирование — последовательные и взаимосвязанные этапы познания закономерностей растительного покрова.

Классификация растительности является основой для составления легенды карты растительного покрова. Объективное геоботаническое районирование возможно только на основе такой карты, так как карта отражает распределение растительных сообществ по определенной территории. При этом содержание единиц геоботанического районирования базируется в основном на классификации растительности, а границы могут быть установлены по карте — в виде границ ареалов таксономических единиц классификации растительности. Районирование, проведенное без использования геоботанической карты, может рассматриваться только как приблизительная схема. Эта мысль, наиболее четко изложенная Голубцом, пронизывала также многие другие доклады и выступления: Т. И. Исаченко, С. А. Грибовой, В. В. Липатовой, Т. К. Юрковской, И. Д. Юркевича, Д. С. Голода, В. С. Адерихо, В. С. Гельтмана. Особо следует отметить серию докладов (Исаченко, Грибовой, Юрковской, Липатовой, Сафроновой), посвященных анализу закономерностей растительного покрова, отраженных на новой карте европейской части СССР. В них было убедительно показано, что легенда к карте, построенная на основе разнообразных критериев и охватывающая большое число подразделений растительного покрова разного ранга, может рассматриваться как своеобразная классификационная схема картируемых в данном масштабе единиц растительности и служить объективной основой при геоботаническом районировании.

В докладах белорусских исследователей (**Юркевич, Гельтман, Голод** и др.), имеющих многолетний опыт создания как детальных, так и обзорных карт, особенно подробно обсуждался вопрос о значении разработанной ими типологической классификации для геоботанического районирования и практики лесоустроительных работ в БССР.

На совещании развернулась также дискуссия об объеме и содержании понятия «плакорная растительность» и возможностях использования неплакорной растительности для целей районирования. Многими докладчиками подчеркивалась ведущая роль анализа растительности плакоров при геоботаническом районировании. Однако некоторые докладчики (Шеляг-Сосонко и Андриенко) высказали мнение о необходимости расширения понятия «плакор» в связи с тем, что существуют территории, где плакоры в классическом понимании этого термина (по Г. Н. Высоцкому) отсутствуют (горы, полесья, значительная часть Западно-Сибирской низменности и др.). Против этого выступил ряд участников совещания (Карамышева, Ильина, Хмелев, Липатова, Юрковская, Грибова, Фильрозе). Они развивали мысль о необходимости учета при районировании как плакорной, так и неплакорной растительности. Наиболее подробно на этом вопросе остановились Юрковская, Липатова и Карамышева.

Доклады **Юрковской** и **Липатовой** были посвящены анализу зональных и региональных особенностей болотной и луговой растительности, которые должны быть учтены при районировании растительного покрова территории СССР. В докладе **Карамышевой** показано, каким образом были использованы особенности эдафических вариантов зональной растительности в качестве основы для выделения многих регионов районирования в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике.

Особое внимание привлекли доклады **А. В. Куминовой** и **Д. И. Назимовой** с соавторами о принципах и методах геоботанического районирования горных стран — наиболее слабо разработанному в этом разделе геоботаники вопросу. В докладах подчеркивалась мысль о трудности, а часто и невозможности использования классификационных единиц, их географии и структуры при геоботаническом районировании в горах.

Куминова на богатом иллюстративном материале раскрыла одну из форм районирования — выделение поясов с подробной характеристикой их пространственной структуры, а также остановилась на вопросе дробного районирования горных территорий по секторальному принципу.

В докладе Назимовой с соавторами большое внимание было уделено использованию хорологических единиц (закономерных сочетаний растительных сообществ в высотном ряду) различной степени сложности. Они выдвинули понятие о высотно-поясных комплексах типов леса, которые выделяются ими в рамках определенных климатических фаций. Высотно-поясные комплексы типов леса являются не только хорологическими, но и функциональными системами; им свойственна определенная мера теплои влагообеспеченности, обусловливающая состав эдификаторов, набор доминирующих и детерминирующих жизненных форм, структуру растительных сообществ.

Возможности использования структурных единиц растительного покрова при геоботаническом районировании равнинных территорий были освещены в докладе **Ю. Н. Нешатаева**, который убедительно показал, что анализ надфитоценотических структур помогает при районировании такой сложной по характеру растительности территории, как лесостепь европейской части СССР.

На совещании был поднят также вопрос о значении учета антропогенного фактора при классификации, картографировании и районировании растительности. Наибольшее внимание ему уделил в своем докладе **М. А. Голубец**, который на примере современного и былого распределения еловых лесов на Карпатах показал важность анализа степени антропогенного воздействия, особенно в районах старой земледельческой культуры. Использование экологических групп ассоциаций, объединяющих как коренную, так и производную растительность, возникшую на месте этой коренной, имеет важное практическое значение при геоботаническом районировании. Такой подход к изучению растительности поддержали в прениях И. Х. Блюменталь, Фильрозе, Гельтман, Ильина, Д. В. Воробьев.

В конце совещания были сделаны два информационных сообщения: о положении дел с фитоценариями в стране (**И. Х. Блюменталь**) и об опыте составления «Продромуса сосновых лесов европейской части СССР» (**Л. П. Рысин**).

Главная цель совещания — обмен информацией по поставленным вопросам, выявление и обсуждение мнений, подведение основных итогов — была достигнута. Несмотря на некоторые противоречия, достигнуто взаимопонимание по главным вопросам. Выявились моменты, которые требуют разрешения.

Особенно важным обстоятельством, способствовавшим успешному проведению совещания, была довольно узкая его тематическая направленность, благодаря чему обсуждения носили конкретный характер.

Программа совещания включала двухдневную экскурсию в Карпаты для ознакомления с работой биогеоценологического стационара отдела экспериментальной экологии Львовского отделения Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, а также для знакомства с ботанико-географическими закономерностями растительности Карпат.

Маршрут, общей протяженностью около 600 км, проходил через города Николаев, Стрый, Болехов, Долину, Калуш, Ивано-Франковск, Делятин, Яремчу, Ворохту, на Яблонецкий перевал (931 м над ур. м.), а затем снова в Ворохту, на Пожежевскую полонину (стационар), в Яремчу, Ивано-Франковск, Галич, Рогатин, Львов. Маршрут пересек несколько геоботанических районов: район Ополья, где естественная растительность (буковые леса с явором, грабом и другими широколиственными породами) сохранилась лишь по вершинам плоских гряд, а склоны гряд полностью распаханы, и Приднестровскую низменность, в прошлом занятую заболоченными дубовыми лесами, а ныне — ольшанниками, березняками и вторичными луговыми сообществами.

Между Болеховым, Долиной и Калушем началось пересечение собственно Карпатской горной страны, нижнюю границу которой (в ботанико-географическом отношении) львовские ботаники проводят по изогипсе 350 м. В растительном покрове Украинских Карпат (иначе называемых Восточными или Полонинскими Карпатами) последовательно сменяются следующие вертикальные пояса растительности:

1) предгорный пояс дубовых лесов, представленный чисто дубовыми (*Quercus robur*, *Q. petraea*) или смешанными и сложными широколиственно(буково-, грабово-)-дубовыми и хвойно(*Abies alba*)-дубовыми лесами (до 600 м над ур. м.); 2) пояс буковых (*Fagus sylvatica*) лесов, также состоящий либо из чисто буковых, либо из сложных и смешанных (грабово-, дубово-, широколиственно-)буковых и хвойно-буковых лесов (до 1200 м над ур. м.); 3) пояс темнохвойных лесов, в растительном покрове которого преобладают чистые еловые (*Picea abies*) и пихтовые (*Abies alba*), а в нижней полосе — широколиственно-еловые леса (до 1600 м над ур. м.); 4) в субальпийском поясе господствуют группировки субальпийских хвойных (*Pinus mugo*, *Juniperus sibirica*) и лиственных (*Alnus viridis*) кустарников, сочетающихся с зарослями высокотравья и вторичными луговыми (с доминированием *Nardus stricta*, *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*) и кустарничковыми (с господством *Vaccinium myrtillus*) сообществами (до 1800 м над ур. м.); 5) альпийский пояс, располагающийся выше 1800 м, занят группировками кустарничков альпийского типа с доминированием *Rhododendron kotschyi* (карпатско-балканский эндем) и травянистыми (с доминированием *Festuca supina*, *Carex sempervirens*, *Sesleria coerullans*, *Juncus trifidus* и др.) сообществами. Участники совещания совершили кратковременную экскурсию в буково-еловый и еловый леса и поднялись на стационар.

Биогеоценологический стационар Львовского отделения Института ботаники им. Н. Г. Холодного располагается на горе Пожежевской (Пожежевская полонина) на высоте 1405 м над ур. м. на границе лесного и субальпийского поясов (в Карпатском заповеднике). В окрестностях стационара широко представлены разнообразные сообщества, свойственные контактной полосе: еловые леса, субальпийское криволесье, формации высокотравных субальпийских лугов и др., причем именно в данном районе они сохранились в неизменном или мало измененном виде. Стационар функционирует уже 16 лет. В течение всего этого времени им бессменно руководит докт. биол. наук К. А. Малиновский. Организованный в качестве базы Львовского природоведческого музея, он с самого начала проводил комплексные исследования биоценологического плана; в его работе участвовали как ботаники, так и зоологи. В первые годы на стационаре были осуществлены работы по флористическому и фаунистическому изучению Карпат, а также по выявлению эколого-биологических и фитоценотических особенностей основных эдификаторных видов. Всестороннему исследованию подвергались несколько главнейших формаций (*Picea abies*, *Pinus mugo*, *Nardus stricta*, *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca rubra* и др.). Этот период завершился созданием схемы классификации растительности Карпат, серии карт современного и восстановленного растительного покрова (м. 1 : 200 000), схемы геоботанического (а на базе его — лесохозяйственного) районирования территории.

С 1967 г. сотрудники стационара включились в исследования по плану МБП. Было проведено детальное изучение биологической продуктивности в различных типах еловых лесов (на высотах от 800 до 1400 м над ур. м.) и сосновых криволесьях (от 1120 до 1800 м), в разных по сомкнутости и возрасту сообществах, а также во вторичных травянистых и кустарничковых сообществах субальпийского пояса. Все эти исследования проводились на фоне изучения материально-энергетических ресурсов (приход солнечной радиации, ее отражение и поглощение, тепловой режим, режим CO_2 и т. д.) и привели к интересным заключениям. Выяснилось, например, что коэффициент использования солнечной энергии (с учетом истинного прироста биомассы) вторичных сообществ в 3 раза ниже, чем естественных фитоценозов.

С 1973 г. на стационаре начата разработка комплексной темы «Структурно-функциональные особенности экосистем в западных областях УССР, их оптимизация и охрана». Основное внимание уделялось разделу «Изучение структуры и функций компонентов первичных и нарушенных человеком экосистем в сукцессионном ряду лес — луг». Программа исследования предусматривает сравнительное изучение видового состава автотрофных и гетеротрофных компонентов первичных и вторичных сообществ, биологической продуктивности сообществ и слагающих их компонентов, а также реакции главных компонентов на изменение факторов среды, в частности изучение изменения морфологии хромосом соматических клеток, морфо-биологических особенностей видов, калорийности биомассы и пр. Конечной целью исследования должна быть экологическая оценка антропогенных сукцессий, раскрытие механизмов саморегуляции сообществ и разработка на этом основании научных основ рационального использования, восстановления и охраны экосистем Карпат. С 1974 г. по единой программе начаты исследования на новом пункте в буковом лесу.

Стационар является базой для подготовки научных кадров — по материалам его исследований подготовлено 3 докторских и 15 кандидатских диссертаций, сейчас там работает 5 аспирантов. Кроме того, он выполняет важную функцию пропаганды научных основ охраны природы — в помещении стационара создана выставка редких и ценных растений Карпат и постоянно читаются лекции для многочисленных туристов, посещающих эти живописные места Карпат.

РЕЗОЛЮЦИЯ IV СОВЕЩАНИЯ ПО КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

С момента выхода в свет «Геоботанического районирования СССР» (1947) накоплены новые материалы (картографические и описательные) как непосредственно посвященные геоботаническому районированию, так и содержащие конкретные данные, необходимые для целей районирования. Опубликованы проекты районирования крупных природных регионов и административных частей СССР: Средней Азии и Казахстана (Коровин, 1960), Сибири (Шумилова, 1962), Центрального Тянь-Шаня (Головкова, 1962), Евразиатской степной и Сахаро-Гобийской пустынных областей (Лавренко, 1962, 1970), Дальнего Востока (Колесников, 1963), Кавказа (Шифферс, 1963; Тумаджанов, 1963), центрально-черноземных областей (Камышев, 1964), Карпат (Голубец, Малиновский, Стойко, 1965), степной части Центрально-Казахстанского мелосопочника (Карамышева, Рачковская, 1973), Латвийской ССР (Галенице, 1959; Расиньш, 1964), Эстонской ССР (Лаасимер, 1960), Советской Прибалтики (Сочава, Исаченко, Карпенко, 1960), Украинской ССР (Билык, Брадис, 1962), Башкирской АССР (Жудова, 1964), Белорусской ССР (Юркевич, Гельтман, 1965), Молдавской ССР (Гейдеман, 1965), Литовской ССР (Наткевичайте-Иванаускене, 1969) и другие, уточняющие намеченные в 1947 г. ботанико-географические рубежи, а также многочисленные статьи, содержащие материалы по вопросам дробного (до ранга района) районирования территорий.

Созданы серии карт: крупномасштабных, среднемасштабных и мелкомасштабных обзорных карт СССР, материков и Мира. Особое значение имеют карта растительности европейской части СССР, Западной Сибири и юга Средней Сибири, разработанные в последние годы крупными коллективами ботаников нашей страны.

Издан ряд работ, обсуждающих теоретические проблемы районирования: объем основных единиц районирования, использование разнообразных карт растительности и карт ареалов видов для целей районирования (Е. М. Лавренко). Получили развитие представления о соотношении геоботанического районирования с разными видами отраслевых районирований и комплексным природным районированием, о соотношении классификационных единиц растительности и единиц районирования (В. Б. Сочава). Таким образом, наметились известные успехи и новые подходы в решении проблемы геоботанического районирования и практического применения его результатов для разработки научных основ рационального использования, восстановления и охраны растительных ресурсов биосферы.

Однако накопленные материалы недостаточны для окончательного установления многих важных ботанико-географических рубежей: все еще не получены точные сведения по географии важных в ботанико-географическом отношении типологических единиц растительности (формаций и внутриформационных единиц), отсутствуют обобщенные сводки по классификации многих типов растительности, нет единого подхода в понимании основных единиц районирования, особенно средних и низших (округов, районов и подрайонов), что затрудняет сопоставление полученных данных.

Участники настоящего совещания пришли к заключению о желательности выработки некоторых общих положений, касающихся обсуждаемой проблемы соотношения классификации растительности и геоботанического районирования.

1. Геоботаническое районирование, классификация растительности и картографирование растительности являются взаимосвязанными сторонами процесса познания закономерностей растительного покрова. Классификация растительности и геоботаническое районирование тесно связаны между собой:

а) результаты районирования зависят от принципов, на которых основывается классификация растительности, используемая при выделении региональных единиц;

б) рубежами геоботанического районирования в отдельных случаях служат границы ареалов тех или иных таксономических единиц классификации растительности;

в) существует некоторое соответствие между рангами региональных выделов и таксономических единиц растительности, привлекаемых для целей районирования.

Тем не менее невозможно наметить универсальные критерии (по отношению к таксономическим единицам классификации растительности), значимые для целей районирования в различных ботанико-географических регионах.

2. Геоботаническое районирование основывается на комплексе фитоценотических и флористических признаков: составе и структуре типологических единиц растительности плакорных и неплакорных местообитаний, наличии специфических таксонов флоры, участии групп видов определенной географической ориентации, а также учитывает особенности структуры растительного покрова: степень выраженности зональных полос, их ширину, характер (рисунок) границ, набор основных зональных типов растительности и эдафических вариантов, структуру фитоценохоров разного уровня сложности.

3. Признавая возможности построения различных классификационных схем применительно к задачам исследования, следует выделить те из них, которые являются наиболее информативными для целей районирования. Классификации растительности, построенные на основе анализа всего видового состава сообществ (особенно дифференциальных видов) и на основе выделения эколого-фитоценотических групп видов, обладающих общностью экологии и характера ареалов, позволяют с наибольшей полнотой учесть экологические и географические связи растительности и потому имеют особое значение для целей районирования.

Целесообразно использовать для целей районирования те классификации, в которых проведен анализ всего видового состава сообществ по типам ареалов, выделенных на основе единообразных принципов (анализ хорологических групп видов и спектра хорологических групп). Весьма показательными являются также региональные ассоциации, отличающиеся географическими дифференциальными видами, флористико-фитоценотические единицы классификации западноевропейских исследователей и др.

4. Растительность плакоров, наиболее полно отражающая экологические особенности зональных местообитаний, является основным диагностическим признаком, используемым при выделении таксонов геоботанического районирования в любом природном районе. Однако на территориях, где плакорные местоположения не выражены, в качестве диагностических признаков выступают эдафические варианты зональной растительности. Так называемая азональная и интразональная растительность (болота, луга и пр.) также находится под влиянием зональных факторов и отражает региональные особенности и должна более широко привлекаться для районирования в качестве характеризующих признаков, а в отдельных случаях и в качестве диагностических.

Применение понятий о диагностических признаках (т. е. признаках, скоррелированных с рядом существенных особенностей объекта и являющихся основой для разграничения) и характеризующих признаках, привлекаемых для проверки уже произведенного разделения, полезно для районирования, помогает выработке более четких критериев выделения единиц районирования (в том числе по ведущим признакам) и способствует объективизации процесса районирования.

5. При районировании территорий с сильно нарушенным растительным покровом естественные рубежи намечаются по восстановленному растительному покрову с учетом всего комплекса природных факторов, а также направления сукцессий.

6. Основой районирования является карта растительности соответствующего масштаба. Наличие карты объективизирует выделение ботанико-географических рубежей разного ранга и установление структуры растительного покрова региональных выделов. Легенда карты, систематизирующая типологические категории растительности на основе разных критериев (флористического, фитоценотического, эколого-географического и др.), может рассматриваться в качестве своеобразной классификационной системы картируемых в заданном масштабе единиц растительности, хотя в ней и не выдержана иерархическая соподчиненность этих единиц. Все отраженные на карте классификационные единицы имеют пространственную выраженность, что особенно важно для целей районирования.

Помимо универсальных карт растительности при районировании целесообразно использовать ботанические карты других типов, в том числе карты ареалов доминантных и эдификаторных видов и видов сравнительно редких, но играющих роль экологических и географических индикаторов, а также карты ареалов различных таксонов классификации растительности.

7. При разграничении низших единиц районирования (округов, районов и подрайонов), а в горных условиях и при выделении более крупных таксономических единиц районирования, следует в первую очередь учитывать характер пространственных сочетаний растительных сообществ. Структурно-динамический подход к анализу растительности является перспективным методом крупномасштабного районирования.

Учитывая все вышесказанное совещание постановляет:

1. Отметить актуальность обсуждаемой проблемы, необходимость дальнейшего расширения этих научных направлений и просить руководителей ботанических учреждений при дальнейшем планировании научно-исследовательских работ способствовать расширению исследований в области классификации растительности, геоботанического районирования и картирования растительности.

2. Одобрить коллективные работы по картографированию растительности европейской части СССР и Сибири и отметить их результативность для решения важнейших проблем районирования.

3. Высказать пожелание о необходимости усиления работ в области классификации растительности, геоботанического районирования и картографирования в ботанических учреждениях Средней Азии.

4. Разработанные в последние годы обзорные карты растительности европейской части СССР и Сибири, а также региональные карты, выполненные ботаническими учреждениями республиканских Академий наук и других ведомств, создают научную основу для нового проекта геоботанического районирования СССР. Для его реализации считать необходимым проведение следующих подготовительных работ: а) уточнение общих принципов районирования применительно к различным природным регионам; б) выявление ареалов важных в ботанико-географическом отношении видов, а также формаций и внутриформационных единиц с помощью составления соответствующих карт; в) написание обобщающих сводок по классификации различных типов растительности.

5. Просить Научный совет по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР способствовать первоочередной публикации работ, посвященных классификации растительности с выделением таксономических единиц, документированных сводными и лежащими в их основе конкретными списками растений изученных участков (пробных площадей) растительных сообществ тех или иных типов.

6. Считать желательным продолжать работу по созданию фитоценариев во всех крупных ботанических учреждениях, занимающихся вопросами классификации, районирования и картирования.

7. Созвать следующее (пятое) Всесоюзное совещание по классификации растительности в 1977 г. в г. Новосибирске.

8. Одобрить работу Львовского отделения Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР по организации IV Всесоюзного совещания по классификации растительности.

З. В. Карамышева, А. С. Карпенко, К. А. Малиновский, Я. П. Одинак.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и Львовское отделение
Института ботаники им. Н. Г. Холодного
Академии наук УССР.

Получено 3 I 1975.

УДК 002.704.31 : 006.3 : 581.5 : 581.4 : 58

КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ, ПОСВЯЩЕННАЯ 60-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И. Г. СЕРЕБРЯКОВА

(Москва, 8—12 апреля 1974 г.)

L. M. SHAFRANOVA. CONFERENCE ON THE ECOLOGICAL MORPHOLOGY OF PLANTS, DEDICATED TO THE 60TH BIRTHDAY OF I. G. SEREBRYAKOV (MOSCOW, APRIL 8—12, 1974)

Весной 1974 г. состоялась конференция по вопросам экологической морфологии растений, посвященная памяти И. Г. Серебрякова. Конференция была организована Московским обществом испытателей природы (ботаническая секция), Московским педагогическим институтом им. В. И. Ленина — МГПИ (кафедра ботаники и проблемная биологическая лаборатория) и Московским отделением Всесоюзного ботанического общества. В ее работе приняло участие свыше 200 человек из 31 города Советского Союза, представлявших 59 учреждений и организаций (в том числе Московский и Ленинградский университеты, Ботанические институты АН СССР, АН Украинской ССР, АН Грузинской ССР и ряд других академических учреждений, Тимирязевскую сельскохозяйственную академию, многочисленные ботанические сады, университеты, педагогические институты и др.). Всего было сделано 18 докладов.

Первый день конференции был посвящен как общим проблемам, так и более частным вопросам исследования жизненных форм растений.

Конференцию открыл **Т. А. Работнов** (Москва, Университет), который во вступительном слове обрисовал жизненный и творческий путь Ивана Григорьевича Серебрякова и охарактеризовал основные направления начатых и проводившихся им научных исследований.

Б. А. Юрцев (Ленинград, БИН АН СССР) в своем докладе рассматривает жизненные формы как один из узловых объектов ботаники. Докладчик обобщил достижения в этой области и поставил ряд вопросов, требующих разрешения. Структура «побегового тела» растения представляет пластический «слепок» хода его роста в течение всего онтогенеза или его части; поэтому ее можно считать морфологическим выражением основных закономерностей роста и развития. Отсюда вытекает задача согласования биоморфологических исследований (среди которых, по мнению докладчика, ведущее положение занимают работы школы И. Г. Серебрякова) с анатомическим и цитологическим изучением хода морфогенеза, исследованиями в области физиологии развития и т. д. С характером жизненной формы связано большинство пространственно-временных характеристик особей того или иного вида растений, а следовательно, также векторы и темпы эволюции, свойства одно- и многовидовых систем и т. д. С этим связана заинтересованность в данных биоморфологии таких дисциплин, как аутэкология растений и общая экология (наука об экосистемах), систематика (включая филогенетическую), флористика и ботаническая география, геоботаника и палеоботаника и т. д. Сотрудничество с представителями этих разделов ботаники помогает самим биоморфологам более разносторонне понять жизненную форму как эколого-географический, фитоценотический и эволюционно-исторический феномен.

Г. М. Зозулин (Ростов-на-Дону, Университет), опираясь на основные положения учения о биосфере В. И. Вернадского, о биогеоценозах В. Н. Сукачева и на идеи И. Г. Серебрякова, предлагает выделить учение о жизненных формах растений в особую дисциплину — экобиоморфологию, объединяющую три аспекта исследования жизненных форм: эколого-географический, морфолого-биоценотический и генетико-биохимический. Жизненные формы при этом должны рассматриваться как конвергентно возникающие объединения растительных организмов с принципиально сходными морфобиологическими приспособлениями, отражающими характер удержания особью площади обитания и способ распространения особи по этой площади в условиях сложной абиотической и биотической среды. Природные фитоценозы как закономерные объединения жизненных форм могут быть охарактеризованы показателями выхода биомассы и ее энергетического «содержания» на единицу площади. Такой подход, по мнению докладчика, облегчит моделирование фитоценозов (ибо позволяет уменьшить число элементов сложной системы), даст возможность использовать предложенные показатели для бонитировки сельскохозяйственных угодий и создания наиболее рациональных фитоценозов.

Т. М. Покровская (Москва, МГПИ им. В. И. Ленина) на примере видов *Trifolium* продемонстрировала значительную вариабельность онтоморфогенеза, которую проявляет один и тот же вид в разных экологических условиях и в разных частях ареала; показано, что жизненная форма и тип морфогенеза могут быть индикаторами условий среды.

В докладе **В. В. Скрипчинского** и **Вл. В. Скрипчинского** (Ставропольский научно-исследовательский институт сельского хозяйства) рассматривались закономерности онтогенеза 35 северокавказских видов эфемероидных геофитов. Выявлена связь фаз онтогенеза растения с развитием монокарпического побега. Авторы приходят к выводу об автохтонном возникновении эфемероидных геофитов в неогене и плейстоцене при формировании широколиственных лесов, степей, полупустынь и некоторых типов зон. Показана роль морфогенеза, автономизации и накопления пластических веществ для эволюции данной жизненной формы.

Р. А. Ротов (Москва, Главный ботанический сад АН СССР) представил результаты изучения 19 видов лилейных из родов *Fritillaria*, *Petilium*, *Rhinopetalum* и *Korolkowia*, интродуцированных в Главный ботанический сад, и предложил морфологическую классификацию эфемероидов.

Второй день конференции был в основном посвящен внешней и внутренней структуре растений разных жизненных форм.

В. К. Василевская и **Т. В. Шулькина** (Ленинград, БИН АН СССР, Университет) детально проанализировали анатомо-морфологические особенности *Azorina vidalii* Feer, *Campanulaceae*), своеобразного растения, произрастающего на морских побережьях Азорских островов. *A. vidalii* по своей жизненной форме не может быть отнесена ни к древесным, ни к полудревесным растениям, ни к «типичным» травам сезонного климата.

Л. Е. Гатцук (Москва, МГПИ им. В. И. Ленина) в обзорном докладе рассмотрела черты сходства розеточных «мягкоствольных» деревьев и влажнотропических трав в связи с проблемой эволюционного положения травянистых растений. Она отмечает, что «сезонные» травы периодически сухого и периодически холодного климата, с одной стороны, и влажнотропические травы, с другой, явления принципиально различные; эколого-морфологический критерий, основанный на взглядах Краузе—Раункиера (жизнь надземных частей побеговых осей в течение лишь одного вегетационного сезона), применим только к травам сезонного климата. Зато «бессезонные» травы качественно не отличаются от «бессезонных» мягкодревесных толстостебельных растений (кустарников, деревцев и деревьев); в анатомическом строении их надземных стеблей наблюдаются черты сходства. Возможно, что признаки «мягкодревесности» и, следовательно, принципиальное сходство с влажнотропическими травами были присущи и предкам покрытосемянных. Современные «сезонные» травы в разных таксонах могли возникать не только в сезонном климате (от других подобных трав или от жесткодревесных растений), но и одновременно с появлением периодичности климата (от влажнотропических трав, либо от бессезонных жестко- и мягкодревесных растений).

Доклад **Н. Г. Рытовой** (Ленинград, БИН АН СССР) был посвящен строению побегов некоторых видов злаков в связи с активностью интеркалярных меристем и зависимости строения взрослого побега от эмбриональной фазы его развития.

В. Б. Куваев (Московская ветеринарная академия) сделал сообщение на тему «Флора сосудистых растений юга гор Путорана и ее высотное распределение». Автор использовал (с некоторыми изменениями) методику И. Г. Серебрякова (1945). Показано, что благодаря экологическим различиям поясов на высотном профиле идет дифференциация, приводящая к обособлению из ранее целостных видов разновидностей, подвидов и новых видов; в результате ареалы близкородственных видов в горах налагаются друг на друга, чего обычно не наблюдается на равнинах.

Из затронутых в этот день вопросов особый интерес слушателей вызвала проблема критериев деревянистости и травянистости. Различные аспекты этой проблемы применительно к современным и ископаемым растениям были освещены в выступлениях С. В. Мейена (Москва, Геологический институт АН СССР), Т. И. Серебряковой, Б. А. Юрцева и др.

Третье заседание было посвящено проблемам эволюции жизненных форм в конкретных таксонах.

В докладе **Т. И. Серебряковой, И. С. Михайловской** (Москва, МГПИ им. В. И. Ленина) и **Н. А. Полынцевой** (Абаканский педагогический институт) на примере четырех сибирских видов *Aconitum* показано, что ритм развития и структура надземных побегов коррелятивно связаны с характером подземных органов. С учетом данных по географии, экологии и филогении рода и на основании впервые проведенного детального анатомического исследования структуры «стеблекорня» в онтогенезе авторы обосновывают предполагаемое ими направление эволюции жизненных форм аконитов. Отмечена гетеробатмия как вегетативных, так и генеративных признаков у аконитов.

И. Л. Крылова (Москва, Всесоюзный институт лекарственных растений) представила материал, подтверждающий идею И. Г. Серебрякова о связи морфологической структуры побегов и ритма развития. Эта связь проанализирована у видов *Scopolia* и трактуется в эволюционном аспекте.

Доклад **Н. П. Соколовой** (Москва, Тимирязевская сельскохозяйственная академия) был посвящен выяснению эволюционных отношений жизненных форм в роде *Rubus* с привлечением данных о структуре побегов. В пределах подродов и секций прослежен возможный механизм преобразования жизненных форм и подтвержден редукционный характер их эволюции в роде.

В докладе **Ю. Е. Алексеева** (Москва, Университет) рассматривалась проблема соматической эволюции осок. Анализ морфологических признаков побега подтверждает наличие редукционной соматической эволюции на поздних этапах развития рода; экологическими направлениями этого процесса были ксерофилизация и криофилизация.

Четвертое заседание было посвящено работам, связанным с изучением ритмов развития растений. В докладе **А. А. Горшковой** (Иркутск, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР) рассматривалась разногодичная изменчивость сроков зацветания у степных растений Восточного Забайкалья в связи с ритмом развития и биоморфологией видов. Показано наличие двух типов адаптации к засухе и соответственно разная устойчивость к ней у весенних и раннелетних растений.

В докладе **И. А. Лукиной** и **А. А. Горшковой** (Иркутск, СИФИБР СО АН СССР), посвященном степным травам Забайкалья, обсуждался ритм возобновительных процессов в связи с соотношением почек возобновления разных категорий: «нормальных» и спящих. Поведение спящих почек у травянистых растений исследовано, видимо, впервые.

В докладе **И. В. Борисовой, З. Г. Беспаловой** и **Т. А. Поповой** (Ленинград, БИН АН СССР) отражены особенности фенологического развития растений степных и пустынных сообществ Северной Гоби (Монгольская Народная Республика), установленные на основе многолетних наблюдений.

Доклад **Б. П. Степанова** (Москва, МГПИ им. В. И. Ленина) был посвящен истории неморальной растительности и ритмогенезу неморальных формаций Дальнего Востока СССР. Исследования проводились по методике И. Г. Серебрякова. Показано, что исторический процесс становления фитоценотических особенностей широколиственных листопадных летнезеленых лесов (неморализация) характеризуется специфической направленностью генезиса ритмов (ритмогенеза) сезонного развития растений этих лесов. Автор представил схему ритмогенеза неморальных формаций Южного Приморья.

В заключительной части конференции выступили И. М. Культиасов, М. А. Гуленкова, И. Н. Пономарева, Б. П. Степанов, В. В. Скрипчинский, В. К. Василевская, Т. И. Серебрякова. А. А. Уранов. Выступавшие отмечали огромный вклад в науку, сделанный И. Г. Серебряковым, глубину и разносторонность его идей, поделились воспоминаниями о нем. Был выдвинут ряд предложений (об организации подобных конференций раз в пять лет, об опубликовании заслушанных докладов в трудах Московского общества испытателей природы, об издании избранных сочинений И. Г. Серебрякова), которые отражены в резолюции, принятой участниками конференции.

Л. М. Шафранова.

Московский государственный заочный
педагогический институт.

Получено 2 I 1975.

Vol. XL *No 7*

July, 1975

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

M. F. Danilova, E. Y. Stamboltsyan. The ultrastructure of differentiating primary xylem cells of the root in relation to hypothesis of transfer of solutes into xylem elements 913

T. A. Glagoleva, R. M. Reinus, A. T. Mokronosov, O. V. Zalensky. The effect of oxygen on photosynthesis and photorespiration in desert plants of South-East Karakums 927

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 940

O. M. Demina, L. Kh. Yangalycheva. Methods of instrumental survey in making detailed maps of vegetation. (940).

NEW TAXA 944

S. Yu. Lipschitz. Critical review of the new section *Cincta* Lipschitz of the genus *Saussurea* DC. (*Comrositae*). (944). — **V. P. Botschantzev.** The new *Cruciferae* from Mongolia. (947).

REPORTS 949

Yu. A. Luks. On the desirability of development of the category clone in nomenclature of cultural plants. (949). — **B. D. Gavrilenko.** The Caucasus as the largest centre of form generation of irises from the subsection *Oncocyclus*. (951). — **V. I. Grubov.** The fifth supplement to the list of flora of Mongolian People's Republic. (956). — **L. E. Markova.** Performance of ephemerals from Uzbekistan and Algeria in conditions of elevations near Tashkent (adyrs). (958). — **I. G. Levichev.** On the dynamics of herbaceous plant microcoenoses in *Pistacia* forests of Badkhys (Turkmenia). (969). — **V. V. Tuganaev, V. I. Frolova.** Botanical materials from Bilyar town ruins (XI—beginning of XIII centuries A. D.), Tatar A. S. S. R. (976). — **O. A. Bedanokova.** Some peculiarities of seasonal development rhythm in different age groups of *Stipa pennata* L. (978). — **Hoang Thung.** Seasonal dynamics of the vertical structure of overground part of meadow-steppe phytocoenosis. (984). — **V. L. Voznesensky.** Maximal values of photosynthetic rate of South-East Karakum desert plants. (992). — **L. I. Egorova.** After-effect of short-term heating on the photosynthesis of leaves. (1000). — **E. A. Veinstein, T. Yu. Tolpysheva.** On the influence of lichen extracts on higher plants. (1004).— **E. B. Moteunene, I. Yu. Trainauskaite, L. N. Vorobyov.** Electrophysical properties of some *Charophyta* species. (1011).— **M. Lhotská, V. F. Voitenko.** *Lepidium densiflorum* Schrad. in Ulyanovsk district and data on the biology of its seeds. (1016).

SURVEY OF ARTICLES 1019

S. M. Eidelman, O. F. Popova. Establishment of photosynthetic apparatus in the process of getting green of etiolated seedlings. (1019).

BOTANICAL JOURNEYS 1031

V. A. Nikolaev. Journey to the King George Island (Antarctics). (1031).

INTERNATIONAL CONGRESSES AND SYMPOSIA 1044

B. A. Starostin. A historical essay of international botanical congresses. (1044).

REVIEWS 1058

M. E. Kirpichnikov, D. V. Lebedev. *Askell Löve* and *Doris Löve.* Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora. 1974. (1058).— **V. Ya. Aleksandrov, A. G. Lomagin.** *H. Precht, Christophersen, H. Hensel.* Temperature and life. 1973. (1060).— **I. G. Zavadskaya.** (A review). Biochemische Cytologie der Pflanzenzelle. Ein Praktikum. 1974. (1061).— **E. A. Bobrov.** (A review). Evolution of plants. Editor G. Vida. 1972. (1062).

CHRONICLE 1065

Z. W. Karamysheva, A. S. Karpenko, K. A. Malinovskyi, Ya. P. Odinak. IV All-Union conference on the claissfication of vegetation. (1065).— **L. M. Shafranova.** Conference on the ecological morphology of plants, dedicated to the 60th birthday of I. G. Serebryakov (Moscow, April 8—12, 1974). (1070).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Стр.

М. Ф. Данилова, Е. Ю. Стамболцян. Ультраструктура дифференцирующихся клеток первичной ксилемы корня в связи с вопросом о поступлении веществ в трахеальные элементы 913

Т. А. Глаголева, Р. М. Рейнус, А. Т. Мокроносов, О. В. Заленский. Влияние кислорода на фотосинтез и фотодыхание растений пустыни Юго-Восточных Каракумов 927

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 940

О. М. Дёмина, Л. Х. Янгалычева. Способы инструментальной съемки при составлении детальных планов растительности. (940).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 944

С. Ю. Липшиц. Критический обзор новой секции *Cincta* Lipschitz рода *Saussurea* DC. (*Compositae*). (944). — **В. П. Бочанцев.** Новые крестоцветные из Монголии. (947).

СООБЩЕНИЯ 949

Ю. А. Лукс. О желательности развития категории клон (clone) в номенклатуре культурных растений. (949). — **Б. Д. Гавриленко.** Кавказ как крупнейший центр формообразования ирисов подсекции *Oncocyclus*. (951). — **В. И. Грубов.** Пятое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. (956). — **Л. Е. Маркова.** Поведение эфемеров Узбекистана и Алжира в условиях приташкентских предгорий (адыров). (958). — **И. Г. Левичев.** О динамике травянистых микрогруппировок в фисташниках Бадхыза (Туркменская ССР). (969). — **В. В. Туганаев, В. И. Фролова.** Ботанические материалы из городища Биляр (XI—начало XIII в. н. э.), Татарская АССР. (976). — **О. А. Беданокова.** Некоторые особенности ритма сезонного развития разных возрастных групп *Stipa pennata* L. (978). — **Хоанг Тьюнг.** Сезонная динамика вертикальной структуры надземной части лугово-степного фитоценоза. (984). — **В. Л. Вознесенский.** Максимальные интенсивности фотосинтеза растений Юго-Восточных Каракумов. (992). — **Л. И. Егорова.** Последействие кратковременного прогревания листьев на фотосинтез. (1000). — **Е. А. Вайнштейн, Т. Ю. Толпышева.** О влиянии экстрактов из лишайников на высшие растения. (1004).— **Э. Б. Мотеюнене, И. Ю. Трайнаускайте, Л. Н. Воробьев.** Электрофизические свойства некоторых видов *Charophyta*. (1011). — **М. Лготска, В. Ф. Войтенко.** *Lepidium densiflorum* Schrad. в Ульяновской области и данные о биологии его семян. (1016).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 1019

З. М. Эйдельман, О. Ф. Попова. Становление фотосинтетического аппарата при зеленении этиолированных проростков. (1019).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ 1031

В. А. Николаев. Поездка на остров Кинг-Джордж (Антарктика). (1031).

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ . . . 1044

Б. А. Старостин. Исторический очерк Международных ботанических конгрессов. (1044).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1058

М. Э. Кирпичников, Д. В. Лебедев. *Аскел Лёве и Дорис Лёве.* Цитотаксономический атлас флоры Словении, 1974. (1058).— **В. Я. Александров, А. Г. Ломагин.** *Г. Прехт, Е. Христоферсен, Г. Хензель. В. Лархер* и др. Температура и жизнь, 1973. (1060).— **И. Г. Завадская.** (Рецензия). Биохимическая цитология растительной клетки. Практикум. 1974. (1061).— **А. Е. Бобров.** (Рецензия). Эволюция растений. Ред. Г. Вида, 1972. (1062).

ХРОНИКА 1065

З. В. Карамышева, А. С. Карпенко, К. А. Малиновский, Я. И. Одинак. IV Всесоюзное совещание по классификации растительности. (1065). — **Л. М. Шафранова.** Конференция по экологической морфологии растений, посвященная 60-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова. (Москва 8—12 апреля 1974 г.). (1070).